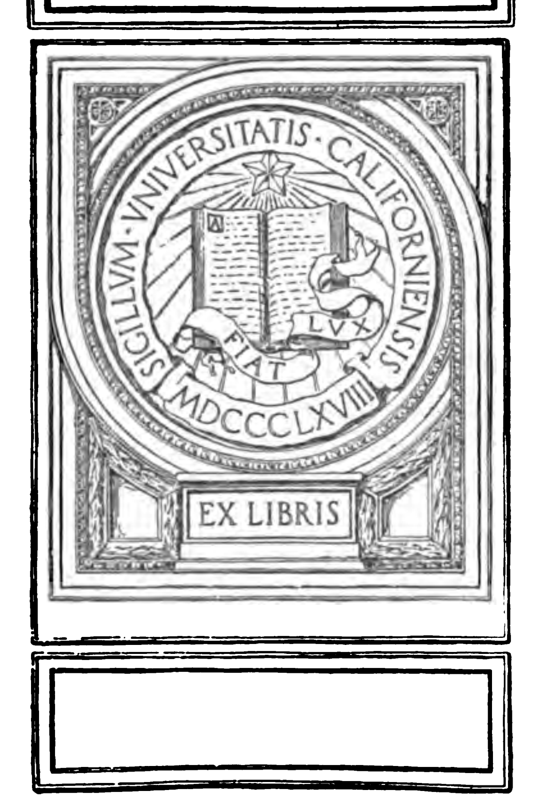

SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
FIAT LVX
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS



JOURNAL
DE
L'ANATOMIE
ET DE
LA PHYSIOLOGIE
NORMALES ET PATHOLOGIQUES
DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

COULOMMIERS. — IMPRIMERIE PAUL BRODARD

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

(FONDÉ PAR CHARLES ROBIN)

PUBLIÉ PAR MM.

GEORGES POUCHET

Professeur au Muséum d'histoire naturelle

ET

MATHIAS DUVAL

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAUREGARD, CHABRY et TOURNEUX

VINGT-SIXIÈME ANNÉE
1890

PARIS
ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1890



JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

LE PLACENTA DES RONGEURS

Par Mathias DUVAL.

(PLANCHES I ET II.)

LE PLACENTA DU LAPIN (*Suite* [1]).

C. *Division des tubes ectoplacentaires en canalicules : formation des complexus canaliculaires (ou lobules).*

Pendant ce stade, qui va du quinzième au vingtième ou vingt-deuxième jour, une transformation complète de l'ectoplacenta en achève le remaniement, tandis que dans les autres annexes, d'origine fœtale ou d'origine maternelle, se poursuivent les transformations commencées dans les deux stades précédents. Nous commencerons par l'étude des annexes autres que l'ectoplacenta, c'est-à-dire successivement les cotylédons utérins, l'allantoïde, la zone ombilico-placentaire, et enfin la vésicule ombilicale.

1° *Cotylédons utérins.* — A l'âge de quinze jours les diverses régions des cotylédons utérins sont dans l'état suivant :

La *région intermédiaire*, avec son tissu de cellules vésiculeuses intermédiaires, est restée ce qu'elle était depuis le onzième jour : sur les coupes d'ensemble elle apparaît comme une zone plus claire entre l'ectoplacenta et la masse profonde des cotylédons ; cette zone

1. Voy. *Journal d'anatomie et de physiologie*, n° de juillet-août 1889, p. 309, et n° de novembre-décembre 1889, p. 573.

est sillonnée par des lacunes sanguines dont la paroi est, comme précédemment, une couche plasmodiale (couche plasmodiale endovasculaire). Mais à partir du seizième jour, la région intermédiaire s'efface peu à peu ; par le fait de l'énorme dilatation, que nous allons décrire, dans les sinus de la couche sous-jacente, ces sinus arrivent à empiéter sur la région intermédiaire (fig. 44, pl. V); en même temps l'accroissement considérable que prend l'ectoplacenta l'amène à se courber avec convexité vers sa face fœtale, de sorte que la région intermédiaire disparaît presque dans sa concavité. En comparant la fig. 40 (pl. IV) avec les figures 44 (pl. V) et 55 (pl. VI), on voit que la coupe de chaque ectoplacenta prend une forme de rein, dans le hile duquel disparaît graduellement la couche intermédiaire des cotylédons utérins.

Dans la région dite *région des sinus utérins des cotylédons,* ces sinus prennent un grand développement, l'épaississement de leurs parois à cellules dites *cellules vésiculeuses vaso-adventices* est telle que ces parois arrivent presque au contact, d'un sinus à son voisin, de sorte que le tissu de cette région est constitué à peu près uniquement par les parois des sinus (fig. 42, pl. IV, et fig. 44, pl. V). En même temps, ces sinus, à l'âge de dix-sept jours (fig. 44), présentent des cavités plus larges paraissant résulter de la fusion de plusieurs sinus voisins en un seul, de sorte que, sur la coupe, en comparant les figures 40 et 44, on voit que sur cette dernière les lumières vasculaires sont devenues moins nombreuses, mais plus grandes. Mais il est une certaine zone où ces dernières modifications ne se produisent pas : c'est dans la partie la plus externe de la région des sinus utérins, dans la couche qui confine immédiatement à la musculature. Dans cette couche, nous avons vu précédemment, à l'âge de dix jours (fig. 26 et 29), la présence d'un abondant tissu cellulaire lâche. Or, depuis cet âge, ce tissu cellulaire lâche a disparu graduellement (fig. 36 et 38) par le fait que les sinus utérins à épaisses parois de cellules vésiculeuses sont venus l'envahir; alors il n'y a plus qu'une très mince couche de tissu cellulaire entre la musculature et la masse compacte des sinus utérins (fig. 40 et 42), et les sinus utérins les plus voisins de la musculature prennent en même temps une disposition particulière qui les différencie du reste de la masse. En effet, les parois des sinus de cette couche arrivent entièrement au contact, d'un sinus au sinus voisin, elles se soudent les unes aux autres et bientôt se fusionnent en une

couche homogène. On [illegible] suivre la formation de cette couche dans la figure [illegible] core dans la figure 42 (en CVP). Lorsqu'elle [illegible] ses caractères, c'est-à-dire vers le di[illegible] constate qu'elle se présente, sur [illegible] séparant les grands sinus ut[illegible] guines dont elle est [illegible] nt rétrécies. [illegible] les vésicu- [illegible] utérins [illegible] avec [illegible] [illegible] qui frappe [illegible] pourquoi nous l'appelons *couche vésiculeuse permanente* ou *protectrice,* ainsi qu'il a été dit précédemment, lorsque, à propos des figures 26 et 29 (pl. III), nous signalions déjà la région où devait apparaître cette couche.

Il nous reste à parler de la surface interne des sinus utérins, et le fait singulier que nous avons à signaler peut s'énoncer brièvement, d'après les études aux stades précédents, en disant que la *couche plasmodiale endovasculaire*, décrite aux onzième et douzième jours (fig. 30, 31 et 32) dans les vaisseaux de la région intermédiaire des cotylédons, a maintenant envahi les sinus et s'étend graduellement sur leur surface interne qu'elle tapisse, remplaçant graduellement l'endothélium qui disparaît. Je dois avouer n'avoir pu encore suivre exactement les détails intimes de cet envahissement, c'est-à-dire constater comment disparaît l'endothélium. Je n'ai eu que des coupes faites sur des pièces fixées et durcies en masses, et il faudrait poursuivre cette étude avec tous les procédés de la technique histologique, ce que je ferai plus tard. Mais du moins, avec les préparations dont je dispose, je puis être explicite sur deux ordres de faits plus grossiers, à savoir d'une part les modifications que présente cette couche plasmodiale endovasculaire dans les sinus utérins des cotylédons, et d'autre part la région jusqu'où elle progresse, c'est-à-dire les limites de son extension.

Les limites de son extension sont très précises : elle envahit tous les sinus utérins dilatés, et s'arrête, sans les atteindre, aux cavités

vasculaires de la couche vésiculeuse permanente ou protectrice. Ainsi, dans la figure 44 (pl. V), c'est-à-dire après dix-sept jours, tous les grands et larges sinus (V, V), dont l'ensemble forme une région plus sombre sur la coupe (la région entre les lignes RS, RS), sont tapissés, au lieu d'endothélium, par la couche plasmodiale endovasculaire; mais cette couche ne pénètre pas dans les sinus, à lumière très resserrée, qui sont creusés dans la couche vésiculeuse permanente ou protectrice; dans ceux-ci on trouve un endothélium vasculaire net, bien conservé, tel par exemple que nous l'avons représenté, pour d'autres vaisseaux, et à un autre âge, dans la fig. 5 de la pl. I. Malheureusement nous n'avons pas pu bien étudier les points où la couche plasmodiale cesse et où l'endothélium lui succède, au niveau de la face interne de la couche vésiculeuse permanente, parce que, à ce niveau, les vaisseaux sont tortueux et que sur des coupes il n'est pas possible d'avoir la certitude que telle image obtenue par places répond bien exactement au point de transition en question. Il n'en est pas moins intéressant d'avoir déterminé jusqu'à quelle profondeur s'étend, dans le terrain maternel, la végétation plasmodiale ectoplacentaire, car nous savons que la couche plasmodiale endovasculaire est d'origine ectoplacentaire, c'est-à-dire embryonnaire. Ainsi dans tous les canaux vasculaires, qui sont en dedans de la couche vésiculeuse protectrice, le sang maternel circule au contact de parois formées par des éléments anatomiques provenant de l'embryon.

La modification que présente la couche plasmodiale endovasculaire dans les gros sinus des cotylédons utérins consiste en une tendance à s'individualiser en cellules distinctes, remarquables par le volume des corps cellulaires et des noyaux. Cette transformation apparaît déjà dans les vaisseaux de la région intermédiaire les plus voisins de la région des gros sinus utérins. Ainsi la figure 48 (pl. V) représente un fragment d'une semblable paroi vasculaire, et on reconnaît bien en effet que nous sommes encore ici dans la région intermédiaire, puisque les cellules vésiculeuses renferment des noyaux nombreux, c'est-à-dire appartiennent bien au type des cellules vésiculeuses intermédiaires. (Comparer avec la fig. 49.) Or la couche plasmodiale (2, 2, 2, fig. 48), ici parfaitement continue encore, laisse cependant quelques-unes de ses masses superficielles s'individualiser sous forme de grosses cellules renfermant chacune deux noyaux, très gros dans l'une des cellules (en 4), de taille

moyenne dans l'autre (en 3). Si des limites de la région intermédiaire nous passons dans celle des gros sinus utérins, nous trouvons presque partout une segmentation de la couche plasmodiale entière en grosses cellules. C'est ce qu'on voit sur les figures 49 et 50, qui représentent à un fort grossissement (un peu plus de 400 fois) de petites portions de cette couche plasmodiale endovasculaire, et du tissu vésiculaire vaso-adventif qui la soutient (ici les cellules vésiculeuses vaso-adventives, en 1, 1, sont bien caractérisées par leur noyau unique ou seulement au nombre de deux, comparativement aux cellules vésiculeuses intermédiaires de la fig. 48). Dans la figure 50, la couche plasmodiale s'est répartie en entier en trois cellules, dont les noyaux sont gros, et en nombre variable, depuis un (la cellule 3) jusqu'à quatre (la cellule 2); et, du reste, de ce qu'une cellule de ce volume ne présente qu'un noyau sur une coupe, on n'en saurait conclure qu'elle n'en renferme pas un plus grand nombre, les autres n'ayant pas été compris dans le plan de la coupe. Dans la figure 49, deux grosses cellules sont constituées, mais elles semblent réunies encore entre elles par un tractus plasmodial (en 4), c'est-à-dire que leur individualisation n'est pas absolue, par manque de ligne de séparation indiquant la limite de chaque corps cellulaire. Ces figures 48, 49 et 50 suffisent pour donner une idée des aspects infiniment diversifiés que présente la couche plasmodiale endovasculaire cessant d'être réellement plasmodiale pour se segmenter en cellules individualisées; tantôt ce sont des cellules fusiformes, tantôt des globuleuses; souvent les globuleuses sont placées dans une encoche de leurs voisines qui présentent alors une forme en croissant, etc.

2° *Allantoïde* et *zone inter-ombilico-placentaire.* — Dans le stade que nous étudions l'allantoïde continue à s'accroître, c'est-à-dire que sa cavité augmente (comparer la fig. 38 ci-dessus étudiée, avec la fig. 40, pl. IV, et la fig. 44, pl. V), en même temps que son tissu mésodermique s'étend sur les formations voisines. Nous avons vu qu'au treizième jour ce tissu mésodermique allantoïdien avait dépassé la face fœtale de chaque ectoplacenta, et s'était étendu sur la zone inter-ombilico-placentaire jusqu'au sinus terminal. Il ne va pas plus loin de ce côté, mais continuant à s'accroître, il vient s'appliquer, en s'épanouissant dans la cavité du cœlome, sur une autre formation embryonnaire, sur la face externe de l'amnios (en Al, Al, fig. 40); dès lors, l'allantoïde rampe, pour ainsi dire, sur l'amnios

qu'elle tend à recouvrir (fig. 44, pl. V); en même temps son tissu mésodermique se condense, c'est-à-dire que l'allantoïde prend de plus en plus les caractères d'une vésicule à parois minces, appliquée à la surface extérieure de l'amnios; la fig. 44 rend bien compte de cet état.

Cette condensation du tissu mésodermique allantoïdien se produit non seulement dan s le tissu qui constitue à proprement dire les parois de la vésicule allantoïde, mais dans les expansions qu'il avait envoyées plus ou moins loin, dans la zone inter-ombilico-placentaire et dans l'espace inter-ectoplacentaire, et il en résulte dans ces deux parties des modifications particulières. Avant de les étudier dans la zone inter-ombilico-placentaire, que nous connaissons bien, il nous faut donner quelques explications sur l'*espace inter-ectoplacentaire*, que nous avons négligé jusqu'ici, remettant son étude complète au stade où nous sommes arrivés.

En reprenant à cet égard les choses dès le début, il nous suffira de jeter à nouveau les yeux sur les figures 1 et 16 pour retrouver ce que nous avons appelé le *sillon* ou *espace intercotylédonaire* (IC, fig. 16); puis en suivant les figures 20, 22, 23 et 26, nous comprenons comment cet espace est fermé, du côté fœtal, par la *lame inter-ectoplacentaire*, précédemment décrite, et formée d'un feuillet ectodermique doublé par les éléments mésodermiques de la lame fibro-cutanée. Cette constitution de la lame inter-ectoplacentaire, telle qu'elle est à l'âge de dix jours, est donnée par la figure 19 (en 2 le feuillet ectodermique, en *fc* la lame fibro-cutanée), sur laquelle on voit, de plus, qu'à cet âge le tissu mésodermique allantoïdien (Al) vient s'ajouter à la lame fibro-cutanée. Enfin, en suivant successivement les figures 34, 36, 37, 38 (pl. IV), on voit que, à mesure que les ectoplacentas augmentent d'épaisseur, le tissu mésodermique de la lame inter-ectoplacentaire devient de plus en plus puissant. Il remplit finalement, sur la figure 40 (à l'âge de quinze jours), un vaste *espace inter-ectoplacentaire* (IE), tandis que le sillon ou espace intercotylédonaire (IC) a diminué d'étendue en proportion de l'accroissement du précédent. En définitive, le tissu de l'espace inter-ectoplacentaire et celui de la zone inter-ombilico-placentaire sont morphologiquement homologues, dérivent des mêmes origines embryonnaires, ne sont qu'une seule et même formation interrompue par la présence des ectoplacentas. Ces rapprochements entre ces parties, en apparence diffé-

rentes, seront pour nous de la plus haute importance pour l'interprétation du placenta des Rongeurs à inversion blastodermique; pour le moment, ce rapprochement est également intéressant, car nous allons voir que les modifications, qui vont se produire par suite de la condensation du tissu mésodermique allantoïdien, sont absolument les mêmes et dans la zone inter-ombilico-placentaire, et dans l'espace inter-ectoplacentaire.

Cette condensation consiste en ceci : le tissu mésodermique en question était composé selon le type embryonnaire, c'est-à-dire formé d'une abondante substance amorphe, transparente, renfermant des cellules étoilées (voy. fig. 39), reproduisant en un mot, sur une coupe, l'aspect de la gélatine de Warthon, ou du tissu de l'oreille moyenne de l'embryon; or, à partir de la fin du quatorzième jour, sa substance amorphe se résorbe, les cellules se trouvent rapprochées, aplaties, de sorte que finalement on se trouve en présence de quelque chose de très analogue au tissu conjonctif lamelleux de l'adulte. Cette transformation n'est achevée que vers les périodes ultimes de la gestation (voy. les fig. 67 et 68 de la pl. VI); mais au stade que nous étudions, par exemple au dix-septième jour (fig. 45), la transformation histologique de ce tissu est assez avancée pour amener dans la morphologie des parties qu'il constitue les changements et dispositions que nous avons à décrire.

Pour comprendre la production de ces dispositions nouvelles, il faut reprendre la comparaison que nous venons de faire entre le tissu mésodermique allantoïdien primitif et le tissu conjonctif embryonnaire de l'oreille moyenne du fœtus. On sait que la cavité de l'oreille moyenne est, avant la naissance, purement virtuelle, ses parois opposées étant en contact immédiat, par le fait de l'état turgescent du tissu conjonctif embryonnaire qui double la muqueuse; et que, lorsque ce tissu se condense, les parois externe et interne de la caisse du tympan s'écartent l'une de l'autre, et que la cavité de la caisse se trouve ainsi passer de l'état virtuel à l'état réel, c'est-à-dire devenir largement béante. Ici, dans les annexes fœtales que nous étudions, le résultat de la condensation du tissu mésodermique va être analogue : il n'y aura pas passage d'une cavité virtuelle à l'état réel; il y aura simplement production d'une cavité nouvelle, se faisant par une sorte de clivage de la masse mésodermique, processus de clivage si familier, pour ainsi dire, à tout ce qui dérive du feuillet moyen.

La figure 44 nous montre la cavité (en IE) produite ainsi dans le tissu de l'espace inter-ectoplacentaire. C'est une sorte de cœlome accessoire (*cœlome inter-ectoplacentaire*). La figure 44 montre sa place, ses rapports avec les formations voisines (ecto-placenta, allantoïde), mieux que ne pourrait le faire aucune description; elle montre aussi que, au point de vue de la morphologie comparée des annexes des Rongeurs, il ne faudra pas confondre la cavité du cœlome inter-ectoplacentaire, de formation récente, avec la cavité de l'espace intercotylédonaire, dont la production remonte aux tout premiers débuts de la gestation, mais dont la forme s'est complètement modifiée (voy. IC, fig. 44).

La cavité qui se produit semblablement dans la zone inter-ombilico-placentaire est représentée dans la fig. 44 (de 1 en 2); mais elle est mieux représentée (sa partie inférieure seulement), à un plus fort grossissement, dans la figure 45. La description en pourra être singulièrement abrégée en comparant cette figure 45 (âge de dix-sept jours) avec les figures 35 (treize jours) et 39 (quatorze jours) de la planche IV. Tandis que dans celle-ci, à un stade plus jeune, l'ectoderme de la zone inter-ombilico-placentaire est doublé d'un tissu mésodermique en une couche épaisse, turgescente pour ainsi dire (voy. aussi la fig. 40, pl. IV), sur la figure 45, par le fait d'un véritable et large clivage, cette masse mésodermique est divisée en deux lames, d'épaisseurs très différentes, séparées par une large cavité (de A en B, fig. 45). L'une de ces lames, l'externe (E), mince, et réduite, sur la coupe, à une rangée de cellules, est restée adhérente à l'ectoderme de la zone inter-ombilico-placentaire; l'autre lame, l'interne, plus épaisse (I, fig. 45), a entraîné avec elle la plus grande partie des éléments mésodermiques, et forme maintenant une forte cloison entre le vrai cœlome général inter-annexiel (PP; voy. surtout le dessin d'ensemble de la figure 44), et le nouveau cœlome accessoire (pp, fig. 45 au dessous de VA) qui vient de prendre naissance dans la zone inter-ombilico-placentaire, et qui est homologue de celui qui s'est formé en même temps dans l'espace inter-ectoplacentaire. Au point de vue de la vascularité, il est certes digne de remarques que la lame externe (E) ne retient aucun des vaisseaux de la masse primitive (fig. 39), lesquels ont tous été entraînés avec la lame interne (I). Dès ce moment (dix-septième jour), la lame interne de la zone inter-ombilico-placentaire forme donc une sorte de puissant appareil

ligamenteux et vasculaire, qui rattache la région du sinus terminal (ST), c'est-à-dire la vésicule ombilicale, au placenta, et qui seul renferme des vaisseaux anastomotiques (VA, VA) entre la circulation de la vésicule ombilicale et celle du placenta. — Pour terminer la description de l'état actuel de la zone inter-ombilico-placentaire, un mot encore sur son ectoderme : l'état qu'il présente au dix-septième jour (fig. 45) n'est que le résultat de l'évolution des particularités que nous y avons déjà signalées à quatorze jours (voy. fig. 39, pl. IV); sa surface extérieure a donné naissance à des villosités ectodermiques nombreuses, irrégulières et pleines, c'est-à-dire non vasculaires : le tissu ectodermique de ces villosités est en pleine dégénérescence; formées d'une substance peu homogène, irrégulièrement et mal colorée par les réactifs, parsemée de noyaux, ces villosités se détachent de l'ectoderme et tombent sous forme de débris entre l'œuf et la muqueuse utérine.

Les résultats auxquels nous venons d'arriver, c'est-à-dire la connaissance du dédoublement de la zone inter-ombilico-placentaire en deux lames, sont de ceux qui nous ont fait éprouver le plus de satisfaction au cours de l'examen de nos préparations microscopiques, car ils venaient nous donner l'explication de dispositions macroscopiques qui jusque-là demeuraient pour nous problématiques. En effet, lorsque, sur des lapines, entre le quatorzième et le vingt-deuxième jour de la gestation, on ouvre un renflement utérin par le côté opposé au bord mésométrique, et que, mettant ainsi l'œuf à découvert, on l'examine, flottant dans un liquide, en portant son attention sur les membranes qui le rattachent à l'utérus, on est complètement déconcerté en présence des innombrables feuillets superposés qui établissent ces connexions; et si, comme l'examen par transparence est insuffisant, on incise ces membranes et tente de les disséquer, on se perd dans ce fouillis de lamelles se dédoublant à des niveaux différents. Avec les notions classiques, schématiques et déduites en général de la constitution des annexes de l'oiseau, il est impossible, même à un embryologiste de profession, de retrouver ce qui peut vraisemblablement représenter le chorion, l'allantoïde, l'amnios. La figure 40, représentant le moment où l'allantoïde s'étend sur l'amnios, et la fig. 44, représentant le moment où cette extension est très avancée, peuvent donner une idée des dédoublements de feuillets qu'on rencontre alors, dans les couches les plus profondes de ces superpositions lamelleuses,

quand on arrive dans le voisinage du fœtus, et des niveaux différents auxquels, selon l'âge de la gestation, se trouvent placés ces dédoublements apparents. Ce que nous venons de voir pour la zone inter-ombilico-placentaire nous donne une idée de ces dédoublements et de ces superpositions de membranes. Ce qui nous reste à voir au sujet de la vésicule ombilicale nous permettra, d'autre part, de comprendre combien il est difficile d'attribuer, dans des dissections des annexes du lapin, leur véritable signification à chacune des membranes. Mais, grâce aux coupes totales de l'œuf, sur des renflements utérins durcis en totalité, rien n'est plus facile que d'interpréter, comme nous venons de le voir, successivement, ces diverses formations, à condition de posséder une collection complète de préparations à tous les stades, c'est-à-dire non seulement la série des coupes d'un œuf à un âge, mais la série des œufs à tous les âges, jour par jour. Ce résultat est l'un de ceux qui mettent en évidence les avantages de la méthode des séries, telle que je l'ai employée dans toutes mes recherches, comme par exemple pour l'étude des origines réelles des nerfs craniens.

3° *Vésicule ombilicale et muqueuse utérine.* — Au quinzième jour, l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale est complètement invaginé dans ce qui reste de l'hémisphère inférieur, et nous avons longuement étudié, dans le stade précédent, le mécanisme de cette invagination. Dans le stade actuel, au quinzième jour (fig. 40), cet hémisphère supérieur a complètement pris la place de l'hémisphère inférieur, dont on n'aperçoit plus de traces sur les coupes d'ensemble; au dix-septième jour, les choses sont encore plus accentuées, l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale étant placé absolument comme l'était, au début du développement, l'hémisphère inférieur (comparez la fig. 44 avec les fig. 1 et 26), c'est-à-dire à peu de distance de la muqueuse utérine (région opposée à l'insertion mésométrique). A un faible grossissement, on ne voit, dans l'espace entre cette paroi ombilicale et la muqueuse utérine, qu'un magma irrégulier, composé de détritus d'*origines diverses*, contenant entre autres les restes de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale.

La figure 46, à un grossissement de 450 environ, nous permet, jusqu'à un certain point, de nous rendre compte de la nature de ce détritus. Cette figure représente la région 46 de la figure 44, c'est-à-dire une petite portion de toutes les parties qui sont au niveau de

la paroi utérine opposée à la région mésométrique : on y voit en effet, en allant de haut en bas, successivement la paroi de l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale (en Hs), le détritus en question, renfermant les débris de l'hémisphère inférieur (HI), puis l'épithelium de l'utérus (E), les cellules géantes de la muqueuse utérine (CG) et enfin une partie de la musculature utérine (M).

Le détritus (HI), sur l'examen duquel nous devons d'abord nous arrêter, ne forme pas une couche continue; il n'existe que par places, et, si nous avons dû choisir pour la figure 46 une région où il était présent, il est de nombreux points, irrégulièrement espacés, où on en trouve peu ou pas de trace, de sorte que la reproduction d'un de ces points nous aurait donné une figure identique à la figure 46, mais dans laquelle rien ne se trouverait interposé (pas trace de HI) entre la moitié supérieure (HS) et la moitié inférieure (EM) de la figure. C'est assez dire que, même à l'état de débris, l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale ne forme pas une membrane continue : en d'autres termes il n'y a plus d'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale. Quant aux débris en question, ils présentent plusieurs parties différentes. C'est d'abord une substance amorphe, granuleuse, sans limites tranchées, et dans l'épaisseur ou à la surface de laquelle sont irrégulièrement jetées les autres parties : celles-ci sont d'abord des restes de noyaux (en 2,2, fig. 46), dans lesquels il nous paraît assez vraisemblable de reconnaître des noyaux de l'entoderme dégénéré de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale; cette interprétation est assez acceptable quand on compare avec la fig. 28 (planche III; n'oublions pas que cette figure 28 est à un grossissement de 250, tandis que la présente figure 46 est à un grossissement de plus de 400 fois). D'autres noyaux, moins volumineux (en 3,3), sont peut-être à leur tour des restes de l'ectoderme correspondant. Enfin on trouve encore des sphères granuleuses (en 4,4) qui sont peut-être des débris du protoplasma de cet ectoderme, et des plaques granuleuses dans lesquelles nous croyons reconnaître d'une façon moins douteuse des fragments de l'épithélium dégénéré et desquamé de la muqueuse utérine correspondante, c'est-à-dire des parties désignées par la lettre *e* dans la figure 28. Et en effet on voit, sur la figure 46, qu'actuellement, à l'âge de 17 jours, l'épithélium utérin (en E) est bien complet, complètement régénéré, ce qui s'est produit par le mécanisme expliqué précédement à propos de la fig. 28, c'est-

à-dire, entre autres processus, par la chute des masses épithéliales dégénérées des saillies de la muqueuse (*e*, fig. 28). On voit donc que la couche de debris en question serait composée, comme nous l'annoncions, de détritus d'origines diverses, provenant les uns de l'ancien hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale, les autres de l'épithélium utérin.

De l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale, il ne reste plus, sous une forme reconnaisable, qu'une très légère partie, une mince zone, celle qui était immédiatement voisine du sinus terminal. Sur des coupes d'ensemble on voit cette *zone résiduelle* en R, figures 40 (pl. IV) et 44 (pl. V), et la comparaison avec les figures 38, 36 et 34 montre bien son origine et ses rapports. Sa constitution nous est donnée par la partie inférieure gauche de la figure 45 (en R,R). On voit qu'elle est formée par un feuillet ectodernique (ex), un feuillet entodermique (in), c'est-à-dire toujours par les simples feuillets qui composaient l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale dès le début (voir les figures 35, 28, 27). Elle se continue en haut (fig. 45) d'une part, quant à son ectoderme, avec la zone inter-ombilico-placentaire, et d'autre part, quant à son entoderme, avec l'entoderme de l'hémisphère invaginé de la vésicule ombilicale au niveau du sinus terminal (ST, fig. 45). En bas, elle se termine par un bord libre et flottant, plus ou moins régulièrement en connexion avec la couche de détritus et de débris que nous venons de décrire, et, en suivant cette zone résiduelle de haut en bas, de son point d'attache à son bord libre, on voit les deux feuillets qui la composent entrer en dégénérescence graduelle, c'est-à-dire que les limites des cellules y deviennent moins distinctes, et que leur substance protoplasmatique se colore moins par les réactifs (extrémité tout inférieure de la région RR, de la fig. 45).

Nous voyons donc que désormais, à partir du quinzième ou du seizième jour, il n'y a plus à parler de l'hémisphère inférieur de la vésicule blastodermique : cet hémisphère a disparu comme paroi de l'œuf : à sa place la paroi de l'œuf est actuellement formée par l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale, hémisphère invaginé, c'est-à-dire retourné, de manière qu'il tourne en dehors sa couche entodermique (in, fig. 46). A partir de cette époque existe cette disposition paradoxale, à savoir que la couche la plus externe de l'œuf, dans la plus grande étendue de sa surface (dans tout ce qui n'est pas les régions placentaires et la zone inter-ombilico-pla-

centaire), est formée non par le feuillet externe, par l'ectoderme, mais bien par l'entoderme, par le feuillet interne. Nous aurons à revenir sur cette disposition, en la comparant avec celle plus précoce mais identique qui est dite inversion des feuillets chez les rongeurs, tels que le cochon d'Inde et le rat. Pour le moment contentons-nous de bien examiner la constitution de cette seule partie persistante de la vésicule ombilicale. Elle est telle que nous l'avons déjà vue à l'âge de quatorze jours (fig. 39, pl. IV), mais avec des caractères plus accentués encore, c'est-à-dire que les cellules entodermiques (in) y sont de plus en plus turgescentes, volumineuses, sous forme de longs cylindres ou de cônes, et que les vaisseaux (VO, VO, figures 45 et 46) y sont de plus en plus nombreux et volumineux. Ce sont des signes montrant que l'entoderme, devenu surface de l'œuf, est le siège d'une active absorption, par laquelle sont résorbés les divers détritus sus-indiqués ainsi que les liquides fournis par la muqueuse utérine.

Pour en finir avec la figure 46, et par suite avec toutes les parties autres que l'ectoplacenta, dans le dernier stade de cette période de remaniement, il nous reste à parler des éléments sous-jacents à l'épithélium utérin. Ces éléments sont, outre des vaisseaux et des cellules conjonctives étoilées (v et c, fig. 46), d'énormes, d'immenses cellules, en général à deux noyaux, et que nous avons déjà désignées sous le nom de *cellules géantes*. En effet, sur la figure 28, à l'âge de dix jours, nous les avons déjà examinées, mais aux tout premiers stades de leur apparition. Nous avons vu qu'elles n'étaient autre chose que des cellules conjonctives étoilées subissant une hypertrophie remarquable (CG, fig. 28, pl. III). Au stade actuel (dix-sept jours) elles sont devenues énormes (CG, fig. 46). Elles ne sont pas régulièrement distribuées dans la muqueuse utérine, mais disposées par îlots relativement rares; nous devons même dire qu'il est tels utérus, du seizième au vingtième jour, sur lesquels nous n'en avons pas trouvé trace. Elles demeurent donc pour nous aussi énigmatiques qu'au début. Toujours est-il qu'elles sont plus ou moins régulièrement fusiformes, à protoplasma granuleux, sans membrane cellulaire bien visible, avec un ou deux gros noyaux clairs, mais renfermant un beau réseau chromatique fortement coloré par le carmin. Nous aurons à revenir sur ces cellules à propos de l'étude historique et critique des travaux se rapportant à la période de remaniement de l'ectoplacenta et à propos de la discus-

sion de certaines données sur la physiologie du placenta du lapin.

4° *Ectoplacenta.* — Nous arrivons enfin à l'étude de l'ectoplacenta lui-même, à la division de ses tubes en canalicules et à la formation des complexus canaliculaires ou lobules. Nous diviserons cette étude en deux parties : A. Constitution des complexus canaliculaires ou lobules ; B, Dispositions des lobules, voies afférentes et efférentes du sang maternel.

A. Constitution des complexus canaliculaires. — Nous avons laissé l'ectoplacenta, à la fin du second stade (13 jours), dans l'état de complexus tubulaire, et la figure 33, qui représente la constitution de ces tubes plasmodiaux, doit nous servir de point de départ. A la fin du quinzième jour, les noyaux répandus dans la couche plasmodiale deviennent plus nombreux (figure 41, pl. IV), se multipliant par division directe, car on ne voit pas de figures de caryokinèse. Alors, au lieu d'être disposés en une rangée unique (fig. 33) comme s'ils appartenaient à un épithélium d'une seule couche de cellules, ils apparaissent par petits groupes de deux ou trois, et le protoplasma présente un épaississement général, plus prononcé au niveau de chacun de ces groupes (en 1, 1, fig. 41). Au seizième jour ces aspects nouveaux se caractérisent de plus en plus (figure 43) ; la couche plasmodiale ectoplacentaire forme des poussées qui font saillie (1, 1, fig. 43) dans la cavité du tube, et tendent à la cloisonner ; en même temps la surface externe des tubes se déprime (en 3, 3), premier indice de la transformation qui va aboutir non à un simple cloisonnement, mais à une subdivision complète du tube.

Cet épaississement des tubes ectoplacentaires, préludant à leur subdivision en canalicules, amène des changements dans l'aspect, la forme générale des complexus tubulaires et de l'ensemble de l'ectoplacenta. Chaque complexus tubulaire s'élargit, comme le montre la comparaison des figures 42 (15 à 16 jours) avec la figure 35 (11 jours), et les tubes qui le composent présentent, même à ce faible grossissement, un aspect plus tortueux. En même temps l'ensemble de l'ectoplacenta lui-même s'élargit, et comme sa partie adhérente (face maternelle) ne se prête pas aussi bien à un mouvement d'expansion que sa partie libre (face fœtale), cette augmentation de volume s'accompagne d'un changement de forme : chaque ectoplacenta arrive ainsi à prendre une forme en pomme d'arrosoir, dont la coupe est en croissant semi-lunaire (fig. 44, pl. V).

Au dix-septième jour (figure 47), en examinant un complexus tubulaire à un grossissement moyen de 25 à 30 fois, on voit combien sont modifiés les tubes qui le composent. Chacun d'eux forme une longue traînée plasmodiale, dont la surface externe présente de nombreuses encoches, tandis que son intérieur est subdivisé en une série de lacunes placées bout à bout, le plus souvent en deux rangées longitudinales, et communiquant irrégulièrement entre elles. Pour comprendre la nature du processus qui se produit dans ces tubes, il faut en faire l'étude, à un plus fort grossissement, à un moment où le processus est un peu plus avancé et laisse déjà entrevoir la transformation finale à laquelle il doit aboutir. Telles sont les figures 51 et 53.

La figure 51 représente un fragment d'une coupe longitudinale d'un tube ectoplacentaire à l'âge de dix-huit à dix-neuf jours; les limites latérales du tube (qui à ce moment ne mérite plus guère ce nom) sont en A et B, c'est-à-dire qu'en A et B sont les deux cloisons verticales de tissu mésodernique vasculaire établissant la séparation entre ce tube et ses deux voisins. Nous voyons que ce tube subit en ce moment un sort semblable à celui que nous avons décrit précédemment pour les colonnes ectoplacentaires, à l'âge de onze et douze jours (figures 31 et 32, pl. III). De même que ces colonnes se subdivisaient en tubes, de même le tube actuel est en voie de subdivision pour donner naissance à des *canalicules*. La division de la colonne ectoplacentaire était un processus relativement grossier, macroscopique, et les figures 31 et 32 qui la représentent étaient à un grossissement de 75 et de 120 fois seulement; la division actuelle du tube est un processus plus délicat, plus intime, plus microscopique, et la figure 51 est à un grossissement de 240 fois environ. Ce n'est pas là la seule différence. Lors de la segmentation des colonnes en tubes, les cloisons intercolonnaires envoyaient dans les brèches de segmentation la totalité de leurs éléments, c'est-à-dire à la fois des capillaires et des cellules mésodermiques étoilées; actuellement, les cloisons intertubulaires n'envoient dans les brèches de segmentation du tube qu'une partie de leurs éléments, les capillaires seuls, sans cellules mésodermiques : en d'autres termes, le double travail de division du tube s'accomplit, comme s'était fait celui des colonnes, d'une part grâce aux poussées que la couche plasmodiale émet dans l'intérieur du tube, poussées qui se rejoignent d'une paroi à l'autre, s'anastomosent et cloisonnent la cavité, et

d'autre part grâce aux poussées des cloisons mésodermiques qui entament la surface du tube, la refoulent, et tendent ainsi à constituer une enveloppe autour des subdivisions produites par le cloisonnement intérieur; mais cette dernière partie du travail est autre que pour les colonnes; elle est ici plus simple, en ce sens qu'elle est produite par un seul des éléments des cloisons intertubulaires, par les capillaires, à l'exclusion des cellules mésodermiques. Il en résultera, pour le dire tout de suite, une différence essentielle entre la constitution du complexus tubulaire précédemment étudié, et celle du complexus canaliculaire auquel nous allons arriver : tandis que les cloisons intertubulaires étaient composées de vaisseaux et de cellules étoilées (voy. fig. 43, les vaisseaux en V, les cellules en 2, 2), les cloisons intercanaliculaires seront composées uniquement de capillaires étroitement appliqués à la surface extérieure de la couche plasmodiale des canalicules. La figure 51 montre bien cette différence entre les cloisons A et B (cloisons intertubulaires) et les poussées qui deviendront cloisons intercanaliculaires, et qui ne sont formées que de capillaires.

Sur une coupe transversale ces dispositions sont plus faciles à saisir, surtout si le processus est encore un peu plus avancé. C'est ce que montre la figure 53, qui est une coupe transversale d'un complexus canaliculaire en voie de formation, à la fin du dix-neuvième jour. En A et B sont des cloisons correspondant à celles désignées par les mêmes lettres sur la figure 51, c'est-à-dire des cloisons intertubulaires (méritant déjà le nom de cloisons interlobulaires, puisque le tube se décompose en un complexus canaliculaire représentant un lobule); ces cloisons sont formées de vaisseaux et de cellules mésodermiques; en *c* sont les cloisons intercanaliculaires, c'est-à-dire des capillaires seuls. Sur cette figure on apprécie mieux comment le travail auquel nous venons d'assister doit aboutir à la formation de canalicules qui sont ici coupés transversalement. En c et c sont les canalicules plus ou moins différenciés, c'est-à-dire que le travail de subdivision n'est pas encore complètement achevé, et que les canaux désignés ici par les lettres c, c se résoudront finalement en deux ou trois canalicules juxtaposés, comme le fait prévoir l'état de leur couche plasmodiale émettant encore des poussées qui tendent à subdiviser les lumières actuelles des canaux.

Avant d'examiner l'état achevé des canalicules résultant de la division d'un tube, il nous faut dire en un mot la manière dont se

comportent les extrémités fœtales et les extrémités maternelles des tubes en voie de division. Leurs extrémités fœtales (nous désignons ainsi celles qui sont du côté de la face fœtale du placenta) aboutissent comme précédemment dans les dilatations ectoplacentaires (DF, figures 47, 37, 35, etc.) dites fœtales ou *confluents fœtaux*, sans qu'il y ait en ceux-ci aucune modification notable, si ce n'est la tendance (réalisée un peu plus tard, fig. 56 et 57, pl. VI) de ces confluents à se subdiviser d'une manière imparfaite en confluents partiels ou lobulaires, c'est-à-dire correspondant à chacun des lobules (ou complexus canaliculaires). Les extrémités maternelles des tubes en voie de subdivision, c'est-à-dire les extrémités dirigées vers la surface maternelle de l'ectoplacenta, aboutissent dans les dilatations maternelles ou confluents maternels (DM, fig. 47 ; voyez aussi DM fig. 35 et 32). Mais au niveau de ces extrémités maternelles et dans la plus grande partie des confluents maternels il se produit une transformation, qui a pour effet de cloisonner les cavités ectoplacentaires, de les subdiviser en conduits distincts, mais sans les isoler à l'état de canalicules séparés, comme dans le reste du complexus canaliculaire.

La figure 52 fera comprendre cette disposition et le mécanisme de sa production. Elle représente une coupe transversale, ou oblique, du sommet maternel d'un complexus canaliculaire semblable à celui dont la figure 53 donne une coupe passant par sa partie moyenne. On voit qu'ici la formation plasmodiale est plongée dans un tissu de grandes cellules vésiculeuses à noyaux multiples, c'est-à-dire dans le tissu vésiculeux intermédiaire si souvent décrit dans les stades précédents. Nous avons donc bien réellement affaire ici à l'extrémité maternelle d'un complexus canaliculaire, comme on s'en rendra facilement compte en jetant un coup d'œil sur la figure 42 de la pl. IV. Or nous voyons que la subdivision de cette extrémité du tube ectoplacentaire se produit par un processus qui diffère de celui qui préside à la subdivision de la partie moyenne du tube, ou, pour mieux dire, qui est le même, moins l'un des éléments de ce processus. En effet, au niveau du reste du tube en voie de subdivision canaliculaire, cette subdivision est due à la fois aux poussées de la couche plasmodiale et aux poussées des capillaires émanés des cloisons intertubulaires. Or ici c'est la première partie de ce mécanisme qui intervient seule : la subdivision est effectuée uniquement par la production de végétations plasmodiales (3, 3)

qui pénètrent dans la cavité, s'y anastomosent, et cloisonnent irrégulièrement la cavité en la subdivisant. Mais la surface extérieure de la masse plasmodiale ne présente pas d'encoches, de brèches comparables à celles qu'on voit sur les figures 51 et 53, elle reste continue, et les subdivisions de la cavité intérieure demeurent réunies en une masse commune, et ne sont pas isolées en tubes distincts et indépendants. Que par la pensée ou prenne la figure 53, qu'on en supprime tous les capillaires qui ont pénétré dans le tube pour compléter sa segmentation, et qu'au niveau des capillaires enlevés, on rapproche et soude les éléments de la formation plasmodiale, on aura une disposition semblable à la figure 52, c'est-à-dire le mode de division des extrémités maternelles des complexus canaliculaires en voie de formation. Ce qui manque sur cette dernière figure, ce sont les capillaires venant former des cloisons intercanaliculaires.

Il est vrai que cette figure représente la partie plasmodiale extrême, c'est-à-dire celle qui plonge dans le tissu vésiculeux intermédiaire; qu'il n'existe donc pas d'éléments mésodermiques fœtaux dans cette région, pas de capillaires, et que par conséquent il est impossible *a priori* que des capillaires prennent part à la subdivision du plasmode. Mais si nous avions représenté une partie un peu plus profonde, prise au-dessous de la *lame limitante* ectoplacentaire, au-dessous de la ligne des arcades limitantes (*li*, figure 42, pl. IV, et *li*, figures 56 et 57, pl. VI), il en serait cependant de même, c'est-à-dire que, malgré la présence du tissu mésodermique vasculaire autour des extrémités maternelles des lobules, on ne verrait pas de capillaires pénétrer dans la masse plasmodiale de ces extrémités : c'est ce qu'on comprend du reste sur la figure 57, d'après l'apparence qu'y présentent ces extrémités, et quoique ce dessin ait été fait à un grossissement trop faible pour pouvoir représenter la constitution histologique des parties.

Cet état du sommet maternel des complexus canaliculaires, tel qu'il est représenté dans la figure 52, est pour nous intéressant à plusieurs titres : pour le moment nous nous bornerons à dire que, la nature plasmodiale de l'ectoplacenta étant identiquement la même chez tous les rongeurs, la disposition morphologique en est cependant absolument différente, et que, par exemple du lapin au cochon d'Inde, le mode d'édification première, et les subdivisions ultérieures de la formation ectoplacentaire se font selon des modes qui n'ont aucun rapport de ressemblance extérieure. Or cet état du tissu

plasmodial des complexus canaliculaires, à leurs extrémités maternelles, est le seul, chez le lapin, qui reproduise la disposition qui sera typique pour tout l'ectoplacenta du cochon d'Inde à un certain stade. La figure 52 représente une portion plasmodiale ectoplacentaire du cochon d'Inde aussi bien que du lapin, et la ressemblance se poursuit jusque dans les moindres détails, jusque par exemple dans l'accumulation (en 2, 2, fig. 52) des noyaux dans les couches superficielles ou limitantes de la substance plasmodiale.

Nous arrivons maintenant à l'étude du complexus canaliculaire à son état complet, c'est-à-dire lorsque la subdivision des tubes en canalicules a été poussée au degré qu'elle doit atteindre. Cet état s'observe vers le vingt et unième jour. La figure 54 (planche V) représente un fragment d'une coupe longitudinale d'un pareil complexus canaliculaire emprunté à un placenta de vingt à vingt-deux jours, et choisi parmi les complexus les moins volumineux, les moins larges, afin qu'il pût être représenté dans toute son étendue transversale, c'est-à-dire avec les deux cloisons interlobulaires qui le limitent. Ces deux cloisons (en A et B) correspondent aux cloisons précédemment dites intertubulaires, puisque chaque tube s'est transformé en un complexus canaliculaire ou lobule ; elles sont composées de tissu conjonctif embryonnaire, comprenant, comme éléments figurés, des capillaires et des cellules mésodermiques étoilées. Dans le complexus canaliculaire qu'elles limitent elles envoient des capillaires, mais des capillaires seulement : ceux-ci sont disposés, d'une façon plus ou moins régulière, parallèlement à l'axe du lobule : ils sont séparés les uns des autres par des *canalicules* dont les parois sont formées d'une couche plasmodiale renfermant des noyaux en général assez éloignés les uns des autres, ou tout au moins disposés en groupes de deux, chaque groupe étant assez distant de celui qui le suit en rangée verticale. Le protoplasma qui forme la paroi de ces canalicules est disposé en une couche relativement mince, un peu renflée seulement au niveau des groupes de noyaux. Cette lame plasmodiale limite par sa surface interne la lumière du canalicule, dans laquelle circule le sang maternel ; par sa surface externe elle est en contact immédiat avec la paroi des capillaires dans lesquels circule le sang des fœtus [1].

1. Jusque vers le dix-huitième jour, il n'est pas besoin d'injection pour reconnaître les voies de circulation fœtale et maternelle : sur les pièces durcies avec les vaisseaux pleins de sang, les globules du sang du fœtus sont bien reconnaissables à

Une pareille préparation (fig. 54) ressemble au premier abord à celle que nous avons étudiée précédemment (fig. 33), c'est-à-dire qu'un complexus canaliculaire reproduit à peu près les dispositions d'un complexus tubulaire, ce qui n'a rien d'étonnant puisque le processus de formation de l'un est, à peu de chose près, copié sur celui de l'autre. Remarquons cependant que le complexus tubulaire qu'on observe au douzième jour (fig. 33, pl. III) et le complexus canaliculaire achevé vers le vingt et unième jour (fig. 54, pl. V) diffèrent essentiellement l'un de l'autre quand on examine plus attentivement leur constitution intime : outre que la couche plasmodiale est plus épaisse et ses noyaux plus gros dans les tubes que dans les canalicules (comparer les figures 54 et 33, et tenir compte de ce que la figure 54 est à un grossissement de 260 au moins, et la figure 33 à un grossissement de 200), outre que la lumière centrale est plus large dans les canalicules, la différence essentielle est que, dans les espaces intertubulaires se trouvent des cellules mésodermiques et des capillaires, tandis que dans les espaces intercanaliculaires il n'y a absolument que des capillaires, et ceux-ci sont ici plus étendus, plus larges.

En insistant sur cette différence, et en rappelant, comme nous venons de le faire, la nature différente des sangs qui circulent respectivement dans les capillaires et dans les canalicules, nous énonçons du même coup la signification physiologique des complexus canaliculaires. Ils réalisent une disposition qui rend de plus en plus intimes les rapports entre le sang maternel et le sang fœtal, puisque dès maintenant les capillaires fœtaux sont au contact direct des canalicules contenant le sang maternel, c'est-à-dire que les seules barrières interposées entre les deux sangs sont la paroi endothéliale des capillaires fœtaux et la paroi plasmodiale des canalicules. Il semble impossible *a priori* que les rapports entre les deux sangs puissent devenir plus intimes encore, que les barrières qui les séparent puissent se simplifier encore plus. C'est cependant ce qui arrivera dans la *période d'achèvement* du placenta, car alors la paroi plasmodiale des canalicules sera résorbée; et les capillaires fœtaux plongeront directement dans le sang maternel.

leur noyau. Au dix-neuvième jour, on trouve dans le sang fœtal autant de globules nucléés que de globules sans noyau. Enfin, après le vingtième jour, l'examen des globules contenus dans une cavité ne peut plus faire juger avec certitude de leur nature fœtale ou maternelle. Il faut avoir recours aux injections dont nous parlerons plus loin.

B. Disposition des lobules ; voies afférentes et efférentes du sang maternel. — Après avoir ainsi caractérisé les processus qui se passent dans l'ectoplacenta pendant la période de remaniement, et défini d'une manière générale ce que sont les canalicules d'un complexus canaliculaire ou lobule, il nous faut revenir sur certains détails que nous avons d'abord laissés de côté afin de simplifier les descriptions.

Nous avons décrit comment un tube ectoplacentaire se transforme en complexus canaliculaire, et d'après les études qui précèdent on pourrait croire que chaque tube se subdivise en canalicules ; il n'en est rien. Dans chaque lobe ou complexus tubulaire il reste toujours un certain nombre de tubes qui, soit sur toute leur étendue, soit seulement sur une partie de leur longueur, ne se subdivisent pas, ou subissent seulement les premières phases du processus qui devrait conduire à la subdivision. Ces tubes permanents forment, dans le placenta, les grosses voies de la circulation maternelle, les canaux afférents et efférents des lobules ou complexus canaliculaires (afférents et efférents du sang maternel).

Considérons par exemple la figure 56 (pl. VI) qui représente un lobe ou complexus tubulaire ayant à peu près terminé la transformation de ses tubes en une série de complexus canaliculaires ou lobules (du vingt-cinquième au vingt-sixième jour de la gestation). On voit que parmi ces complexus canaliculaires il en est un (en 1, fig. 56) qui provient d'une subdivision ayant porté seulement sur la moitié inférieure du tube originel, la moitié supérieure de celui-ci étant restée à peu près dans l'état que présentaient tous les tubes au dix-septième jour (voir figure 47, pl. V.), c'est-à-dire sa cavité étant devenue simplement caverneuse, mais sans aboutir à une subdivision. Ce tube caverneux (2) communique par son autre extrémité avec les confluents maternels, devenus également caverneux, comme il a été décrit à propos de la figure 52 (pl. V.) ; d'après des faits dont la réalité sera démontrée ci-après, nous l'appellerons *tube caverneux efférent*. Sur cette même figure on voit (en 3) un autre complexus canaliculaire provenant d'un tube dont la partie inférieure (4) au contraire ne s'est pas subdivisée, est restée à l'état de tube caverneux, allant par son extrémité inférieure s'ouvrir dans un confluent fœtal (en T). A celui-ci nous donnerons le nom de *tube caverneux afférent*, dénomination qui sera bientôt justifiée. Les autres complexus canaliculaires de cette figure 56 ou bien ne

sont pas représentés sur toute leur étendue, ou bien présentent des dispositions intermédiaires entre les deux précédentes.

Ces dispositions nous permettent de comprendre que la décomposition d'un complexus tubulaire ou lobe, en une série de complexus canaliculaires ou lobules, est plus complexe qu'on ne pourrait le croire d'après les descriptions précédentes. Les complexus tubulaires tels qu'ils ont été représentés dans les vus d'ensemble des figures 35, 37, 42 (pl. IV), sont disposés d'une manière uniforme, parallèlement les uns aux autres, perpendiculairement aux surfaces de l'ensemble de l'ectoplacenta. Leur ensemble est en palissade, sur une coupe perpendiculaire au placenta, et tous vont depuis la surface fœtale jusqu'à la surface maternelle de l'ectoplacenta. Si chaque tube se divisait dans toute son étendue en complexus canaliculaire, il en résulterait que ces nouveaux complexus devraient être également tous disposés régulièrement les uns à côté des autres, en palissade comme les tubes dont ils dérivent, allant chacun depuis l'une jusqu'à l'autre dès faces du placenta. Or il n'en est rien. Sur un placenta dont les complexus canaliculaires ont achevé leur évolution (vingt-cinquième jour, figure 57, pl. VI), on voit que ces lobules sont disposés en plusieurs étages, irrégulièrement superposés, par groupes plus ou moins irradiés en partant de centres communs. Mais les détails étudiés sur la figure 56 nous permettent de comprendre comment cette nouvelle disposition a pris naissance : les lobules 1 et 3 y sont à des niveaux différents, ils chevauchent un peu l'un sur l'autre, de par ce fait que l'un s'est développé aux dépens de la partie inférieure du tube originel, l'autre aux dépens de la partie supérieure de son tube. Or comme, en s'achevant, les complexus canaliculaires prennent une forme ovoïde, c'est-à-dire se renflent en leur partie moyenne, tous les complexus canaliculaires ou lobules, provenant d'un même complexus tubulaire ou lobe, sont obligés, pour trouver place, de glisser les uns sur les autres et de se placer à des étages différents; il suffit pour cela que pour chaque lobule puisse s'allonger, soit son tube caverneux afférent, soit son tube caverneux efférent. Il en résulte en définitive une dispersion des lobules à divers niveaux dans l'épaisseur du placenta, dispersion telle qu'il ne reste bientôt que peu de trace de leur groupement primitif en lobes; de telle sorte que si l'expression de lobes ou complexus tubulaires a été d'une grande importance pour l'étude du processus de formation des lobules,

elle n'a plus de valeur lorsqu'est achevé le remaniement du placenta (fig. 57), les lobules présentant un groupement irrégulier dans lequel il n'est plus possible de retrouver des départements correspondant à chaque lobe originel.

Tout ce qui précède est relatif au fait que les tubes ne se décomposent pas en canalicules sur toute leur étendue. Mais il y a de plus dans chaque complexus tubulaire un ou plusieurs tubes qui, sur toute leur étendue, restent à l'état de tubes caverneux. On les retrouve sur un ectoplacenta dont le remaniement est achevé, sous la forme de longs tubes caverneux (1, 1, 1, fig. 57), passant entre les lobules et parcourant le placenta dans une plus ou moins grande partie de son épaisseur, souvent dans toute sa hauteur, depuis les arcades limitantes ectoplacentaires, jusqu'aux confluents fœtaux qui sont l'origine des lobules ou de leurs tubes caverneux afférents. Nous désignerons cette nouvelle espèce de tubes caverneux sous le nom de *tubes caverneux interlobulaires*. Sur la figure 55, qui représente un placenta dont les voies sanguines maternelles sont injectées, on voit de nombreux tubes caverneux interlobulaires et on se rend facilement compte de leurs dispositions.

Par la connaissance des tubes caverneux dits afférents, efférents et interlobulaires, nous sommes maintenant en mesure d'établir la direction de la circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta, et d'assigner un rôle à chaque partie. C'est par les injections que cette étude doit être faite; nous en avons pratiqué quelques-unes, mais peu nombreuses, parce que nous avons reconnu dès nos premières tentatives dans ce sens que les résultats formulés par Tafani [1] sont rigoureusement exacts, et qu'il n'y avait qu'à les interpréter à l'aide des connaissances nouvelles sur la constitution des lobules.

Tafani a démontré que, dans les lobules, qui sont toujours disposés ou orientés (fig. 55 et 57) de telle sorte qu'on peut leur distinguer une extrémité fœtale (tournée vers la face fœtale du placenta) et une extrémité maternelle (vers l'autre face), le sang maternel circule de la première vers la seconde extrémité : les noms de tubes caverneux afférents et efférents sont donc bien légitimes, puisque nous avons appelé afférents ceux qui correspondent à l'extrémité fœtale, et efférents ceux de l'extrémité maternelle du lobule. Le sang maternel entre donc dans le lobule par le confluent fœtal corres-

1. A. Tafani. *Sulle condizioni utero-placentari della vita fetale*. Firenze. 1886. (La fig. 2 de la pl. IV représente une très belle injection du placenta du lapin.)

pondant (fig. 56) ou par le tube caverneux afférant qui part de ce confluent, il parcourt le lobule de bas en haut (selon l'orientation des lobules sur toutes nos figures) et en sort par le tube efférent pour arriver dans le tissu caverneux de la lame limitante ectoplacentaire (*li*, fig. 57); pour les lobules les plus profonds (les plus en haut dans nos figures) il arrive plus ou moins directement dans les cavités de la lame limitante, sans interposition de véritable tube caverneux efférent (voir le lobule 2 de la fig. 57). La circulation efférente des lobules n'a pas besoin de plus amples explications.

Mais leur circulation afférente demande d'autres détails. Comment le sang maternel arrive-t-il aux confluents fœtaux, aux tubes caverneux afférents? La question se pose surtout pour les lobules les plus superficiels, les plus rapprochés de la face fœtale du placenta. C'est ici qu'interviennent les *tubes caverneux interlobulaires*. Quand on fait une injection peu pénétrante par les artères de la mère, lorsqu'une injection pénétrante réussit mal, soit totalement, soit seulement en certaines parties du placenta, on voit que les *tubes caverneux interlobulaires* sont seuls injectés. Ces tubes sont donc des afférents maternels, mais des afférents généraux, c'est-à-dire apportant le sang à un ensemble de lobules (on le voit bien pour tube 1 de la partie inférieure gauche de la figure 57), et par cela même bien distincts des tubes afférents proprement dits dont chacun est spécial au lobule correspondant (4, fig. 56).

Ainsi, dans les dernières phases du remaniement de l'ectoplacenta, remaniement qui est un processus d'adaptation circulatoire, le sang, qui primitivement circulait dans des lacunes ectoplacentaires mal définies, quant à la direction qu'y pouvait suivre le courant, le sang finit par trouver des voies régulièrement ordonnées, les unes l'amenant aux lobules, les secondes le distribuant dans ce lobule au contact du sang fœtal, les dernières enfin le ramenant de ce lobule. De même que, dans un appareil quelconque de distribution sanguine en voie de formation, le sang est poussé d'abord dans un réseau où il est soumis à des oscillations irrégulières plutôt qu'à un véritable mouvement en circuit, et qu'ensuite une division du travail s'effectue dans ces voies sanguines dont les unes deviennent artérioles, les autres capillaires, les autres enfin veinules, de même, dans les lacunes et tubes ectoplacentaires, après une période d'indifférence circulatoire, la division du travail est nettement effectuée après la division des tubes en complexus canaliculaires : les tubes

qui demeurent à l'état caverneux forment les divers systèmes d'afférents et d'efférents, et ceux qui se divisent en canalicules donnent naissance à ce qui est ici l'homologue d'un réseau capillaire.

Il reste cependant, pour cette circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta, un point obscur et que nous n'avons pu encore parvenir à éclaircir. Pour toute l'épaisseur de l'ectoplacenta nous pouvons dire que nous savons maintenant comment se fait la répartition des tubes en voies afférentes ou efférentes, mais nous ne le savons pas pour les lacunes de la couche limitante ectoplacentaire (région des arcades limitantes qui confinent immédiatement au tissu maternel). Dans ces lacunes arrivent les tubes efférents; c'est d'elles aussi que partent les tubes efférents : il doit donc se produire en elles un cloisonnement qui les divise d'une manière définitive en voies appartenant exclusivement les unes à la circulation afférente, les autres à la circulation efférente. Mais sur ce point il nous faudra faire de nouvelles recherches, les injections que nous avons obtenues jusqu'ici nous ayant donné des résultats trop confus pour nous permettre de trancher la question.

Pour en finir avec cette question de circulation, après avoir précisé la direction de la circulation du sang maternel, nous devons encore indiquer le sens dans lequel se meut le sang fœtal dans les capillaires des complexus canaliculaires. Comme l'a bien démontré Tafani, il marche en sens inverse du sang maternel; c'est-à-dire qu'il va, dans chaque complexus canaliculaire ou lobule, de l'extrémité maternelle vers l'extrémité fœtale. En d'autres termes, les artérioles fœtales vont aborder les lobules par celle de leurs extrémités qui forme la voie efférente maternelle, et les veinules fœtales en sortent par l'extrémité qui correspond aux voies afférentes maternelles. Ceci, d'après Tafani, est une disposition générale pour le placenta non seulement de tous les rongeurs, mais encore pour tous ceux qui ne sont pas caractérisés par la présence de grandes lacunes, et où les deux sangs circulent dans des voies étroites intimement juxtaposées, par exemple dans les placentas zonaires et autres. C'est donc une disposition sur laquelle nous aurons à revenir. Il importait de l'indiquer dès maintenant, car cette direction en sens inverse des deux courants est certainement d'une signification importante au point de vue du contact immédiat et des échanges entre les deux sangs, et la période de remaniement dont nous venons d'achever l'étude a pour

résultat de coordonner toutes les conditions de ce contact et de ces échanges, qui vont devenir plus immédiats encore dans la *période d'achèvement* qu'il nous reste à étudier.

C. Période d'achèvement de l'ectoplacenta.

La période d'achèvement du placenta, chez le lapin, va du vingt-cinquième au trentième jour; elle est donc courte; mais chez le cochon d'Inde, dont la gestation est d'une durée double de celle du lapin, cette période d'achèvement est elle-même plus étendue. Les conditions nouvelles établies par le travail dit d'achèvement correspondent à un fonctionnement très court chez le lapin dont le fœtus est mis au monde relativement à un degré moins avancé de développement, à un fonctionnement plus long chez le cochon d'Inde qui naît à un état beaucoup plus parfait.

Ce travail d'achèvement consiste en des transformations cellulaires qui amènent la dégénérescence et la résorption d'un grand nombre de parties précédemment formées. Nous étudierons cette régression d'abord dans les formations maternelles, puis dans les formations fœtales, en terminant par ce qui est relatif à l'ectoplacenta, aux parois plasmodiales des canalicules, parties dans lesquelles cette régression présente sa plus importante signification morphologique et physiologique.

1° *Tissus maternels.*

Les transformations que nous avons à étudier se localisent dans le tissu des cotylédons utérins (région intermédiaire, région des gros sinus, et région de la couche vésiculeuse protectrice ou permanente).

a. La *région intermédiaire* (tissu des cellules vésiculeuses intermédiaires) ne forme, comme nous l'avons vu précédemment, à partir du quinzième jour, qu'une couche de très faible importance, perdue dans ce qu'on peut appeler le hile de l'ectoplacenta (comparer fig. 40, pl. IV, et fig. 44, pl. V, en RI). A partir du vingt-cinquième jour, elle va s'effacer de plus en plus, ses cellules vésiculeuses subissant une véritable fonte qui les réduit à l'état de détritus granuleux. La figure 58 (pl. VI) montre les diverses phases de cette transformation (vingt-septième jour de la gestation). En 1 on voit une cellule vésiculeuse ayant encore tous les caractères normaux que nous avons décrits aux cellules vésiculeuses intermédiaires, comme par

exemple la présence de plusieurs noyaux vers le centre (comparer avec la fig. 48 de la pl. V). La cellule ici représentée (en 1, fig. 58) est une de celles immédiatement contiguës aux lacunes vasculaires de la région. Or, en examinant les cellules placées de plus en plus loin de la lacune, on voit successivement leur protoplasma perdre l'aspect reticulé (en 2, 3), se résoudre en granulations, en même temps que la membrane cellulaire s'efface graduellement. Pendant ce temps, les noyaux sont soumis à un processus non de division, mais de fragmentation irrégulière qui les décompose en de petits amas de substance chromatique. Finalement (en 5, 6, fig. 58) il n'y a plus de tissu vésiculeux, mais seulement une véritable pulpe homogène, formée de granulations parsemées de débris chromatiques. Cette transformation s'étend à tout le tissu des cellules vésiculeuses intermédiaires, respectant seulement, d'une manière plus ou moins complète, les cellules vésiculeuses qui confinent immédiatement aux lacunes vasculaires ou sinus et qui soutiennent la couche plasmodiale endovasculaire de ces sinus.

b. Dans la ***région*** dite ***des gros sinus utérins*** (RS, fig. 40 et 44), dont le tissu est formé par les ***cellules vésiculeuses vaso-adventices***, une transformation absolument semblable à la précédente se produit. Elle est représentée dans la figure 59 (pl. VI) telle qu'elle se présente au vingt-septième jour de la gestation. Ces cellules vésiculeuses vaso-adventices, caractérisées par leur noyau généralement unique, ou au nombre de deux au plus (voy. fig. 49 et 50, pl. V), quand on les examine en allant successivement de celles qui sont contiguës aux sinus, vers celles qui sont les plus éloignées, perdent graduellement leurs limites distinctes, en même temps que leur protaplasma se décompose en grains en général plus petits que pour les cellules de la région précédente. La fragmentation de leurs noyaux est peut-être poussée moins loin; mais le résultat final est toujours à peu près le même, c'est-à-dire la production d'une matière pulpeuse, formée de granulations dans lesquelles sont épars des débris chromatiques. Comme précédemment, les cellules contiguës aux sinus restent plus ou moins intactes. Sur une coupe d'ensemble, à un faible grossissement, on distingue les parties pulpeuses à leur aspect plus foncé (fig. 57, en 3), tandis que les parties contiguës aux sinus et renfermant encore des cellules vésiculeuses, sont plus claires et transparentes (fig. 57; V, cavité de sinus). Cependant, sur des placentas au vingt-neuvième ou trentième jour,

on trouve de nombreux points où les sinus de cette région sont entièrement plongés dans la pulpe en question, sans aucune trace de cellules vésiculeuses pour les soutenir. Nous savons que la paroi de ces sinus est formée par une couche plasmodiale endo-vasculaire, d'origine ectoplacentaire, et, déjà au dix-septième jour (fig. 48, 49, 50, pl. V), nous avons signalé la tendance de cette couche plasmodiale à se transformer par places en cellules distinctes, grandes et à noyaux volumineux. Comme le montre la figure 59, pendant que le tissu des cellules vésiculeuses vaso-adventices se transforme en pulpe granuleuse, la couche plasmodiale endo-vasculaire persiste avec ses caractères antérieurs; elle paraît même augmenter d'épaisseur, et présenter une tendance plus accentuée à s'individualiser en cellules distinctes. Dans des placentas au vingt-neuvième et trentième jour, nous avons vu, dans les régions sus-indiquées où il n'y a plus trace de cellules vésiculeuses pour soutenir le sinus, nous avons vu ces cellules, produites par la couche plasmodiale endo-vasculaire, se tasser les unes sur les autres, s'aplatir en stratifications multiples, de sorte que la paroi du sinus est alors formée par un véritable épithélium stratifié. Faute de place, nous ne reproduisons pas de figure de cette disposition, qui est sans doute en rapport avec la nécessité de donner au sinus une paroi solide et résistante, en l'absence de cellules vésiculeuses pour le soutenir.

La transformation en pulpe granuleuse des diverses espèces de cellules vésiculeuses est accompagnée d'un autre phénomène, à savoir la diminution de la masse formée par ces cellules; c'est-à-dire qu'il y a résorption d'une partie de la substance de ces cellules pendant ou après leur dégénérescence. Il en résulte que, comme le montre la fig. 57 (pl. VI), le tissu dans lequel apparaissent creusés les sinus forme entre ceux-ci des cloisons de moins en moins épaisses; par contre les sinus s'élargissent, se fusionnent les uns avec les autres, et bientôt les cotylédons utérins, au lieu d'être creusés, comme précédemment (fig. 40, pl. IV, et 44, pl. V), de très nombreux sinus de dimensions moyennes, sont creusés (fig. 55, 57 et enfin 61, pl. VI) de quelques sinus énormes, accompagnés de quelques rares plus petits.

Cette résorption se traduit, sur une coupe d'ensemble du placenta et de l'utérus, par un changement de forme important à signaler. Il se produit une véritable disparition des cotylédons utérins. En effet, si nous passons en revue, depuis le début de la gestation, la

forme et la saillie des cotylédons utérins, nous voyons qu'au huitième jour, il n'y a, en fait de formation placentaire, que les cotylédons utérins gros et saillants, sur lesquels n'est point encore apparu l'ectoplacenta (fig. 1, pl. I); au dixième jour, ce sont encore ces cotylédons qui forment presque seuls la masse du placenta, l'ectoplacenta ne constituant qu'une mince lame disposée à leur surface (fig. 26, pl. III); vers le quinzième jour (fig. 40, pl. IV), par le fait du développement prédominant de l'ectoplacenta, celui-ci arrive à prendre une part égale, avec le tissu des cotylédons utérins, dans la formation de la masse placentaire; puis, au dix-septième jour (fig. 44), toujours par suite de la prédominance de son développement, l'ectoplacenta dépasse, comme masse, celle des cotylédons utérins; mais du vingtième au vingt-cinquième jour (fig. 55, pl. VI), un processus nouveau intervenant, par le fait de la résorption du tissu des cotylédons, ceux-ci diminuent rapidement d'épaisseur, et bientôt le placenta n'est plus représenté que par la formation ectoplacentaire. C'est ce que montre bien la figure 61 (pl. VI), représentant ces parties sur un utérus à terme. En présence de cette figure, il n'y a pas d'exagération à dire que, à la fin de la gestation, les cotylédons utérins ont disparu : en effet, la mince couche (RS, fig. 61) qui les représente alors, réduite à une pulpe granuleuse où sont creusés les sinus sanguins, cette couche est à peu près perdue dans le hile de l'ectoplacenta; elle ne prend plus aucune part à la saillie de la masse placentaire, et on peut dire qu'alors le placenta n'est plus représenté que par l'ectoplacenta.

Ce fait est important; il nous fait comprendre comment les auteurs qui ne se sont pas attachés à suivre jour par jour l'évolution si complexe du placenta, voyant au début les tissus maternels prendre une si grande part à la formation de la masse placentaire, ont cherché, sur le placenta à terme, à retrouver une portion maternelle et une portion fœtale du placenta. Or, au terme de la gestation, il n'y a presque plus de portion maternelle, dans le placenta, ou, pour mieux dire, dans la *masse saillante* du placenta.

c. Cependant une partie des cotylédons maternels subsiste, et a acquis seulement à ce moment tout son développement. C'est la dernière dont il nous reste à parler à propos des tissus maternels, c'est la *couche vésiculeuse protectrice ou permanente* Nous l'avons vue prendre graduellement naissance, comme formation vésiculeuse

vaso-adventice, après le quinzième jour (fig. 40 et 42, pl. IV), puis à dix-sept jours (pl. V, fig. 44). Nous avons insisté sur ce fait que, à partir de ce moment, les sinus dont elle est creusée ne se dilatent pas comme ceux des couches sous-jacentes, et que, détail essentiel, la couche plasmodiale endo-vasculaire n'arrive pas jusqu'à eux. Voici donc comment cette couche se présente du vingt-cinquième jour jusqu'à la fin de la gestation. Sur les coupes d'ensemble (fig. 55 et 61), examinées à un très faible grossissement, elle forme une lame claire, ondulée, interposée entre la couche des gros sinus cotylédonaires et une mince couche de tissu cellulaire lâche qui la sépare de la musculature; elle est creusée de cavités vasculaires fines, communiquant d'une part avec les vaisseaux qui traversent la musculature et d'autre part avec les larges cavités vasculaires des cotylédons, de sorte qu'elle apparaît, sur les pièces injectées (fig. 55), comme une sorte de filtre interposé sur le trajet de la circulation maternelle, entre deux ordres de vaisseaux qui doivent avoir ultérieurement un sort bien différent, car tous ceux qui sont en dedans de cette couche disparaîtront, lors de la parturition, emportés avec les parties caduques de l'utérus, tandis que tous ceux qui sont en dehors d'elle (dans la musculature) persisteront. En un mot elle limite la caduque, dont, nous le verrons plus tard, elle partage le sort, c'est-à-dire qu'elle doit être elle-même expulsée. — Examinée à un fort grossissement, elle se montre composée des cellules vésiculeuses, ne renfermant en général qu'un seul noyau, c'est-à-dire de cellules vésiculeuses vaso-adventices, comme celles de la région des sinus utérins des cotylédons. Mais tandis que ces dernières cellules subissent la désintégration granuleuse précédemment décrite, celles de la couche en question persistent à l'état vésiculeux, et cela jusqu'à la fin de la gestation; de là le nom de couche vésiculeuse permanente. Ses deux faces sont très nettement limitées d'avec les parties adjacentes, comme le montre la figure 57. Les vaisseaux qui la traversent sont à l'état de sinus étroits tapissés par un endothélium vasculaire normal et non par une couche plasmodiale.

2° *Tissus fœtaux.*

Les transformations que nous avons à étudier sont réparties principalement dans les diverses formations fœtales suivantes : la vésicule ombilicale, la zone inter-ombilico-placentaire, et enfin l'ecto-placenta.

a. La *vésicule ombilicale* n'est plus représentée que par son hémi-

sphère supérieur, auquel nous continuons à donner ce nom, en raison de sa situation primitive (ainsi que nous continuons à le désigner dans les figures par les lettres HS), quoique, vu l'invagination qu'il a subie, il ait pris complètement et définitivement la place de l'hémisphère inférieur. Pendant la période d'achèvement cette paroi ombilicale se flétrit, mais ne disparaît pas. A l'âge de dix-sept jours elle présentait un bel épithélium cylindrique, et dans sa couche fribro-intestinale de larges et nombreux vaisseaux. A la fin de la gestation (fig. 69) ces vaisseaux sont rétractés, c'est-à-dire ont diminué de calibre (VO, fig. 69); ils présentent des rapports moins intimes avec l'épithélium (comparer avec la fig. 46, pl. V); ils sont retirés profondément dans la lame fibro-intestinale, de sorte que les villosités ombilicales ne sont plus vasculaires. Le tissu de cette lame fibro-intestinale ne présente plus ses caractères embryonnaires antérieurs; il n'est plus formé uniquement de cellules mésodermiques étoilées (fig. 46), mais de lamelles de jeune tissu conjonctif, entre lesquelles les cellules, petites et aplaties, fusiformes sur la coupe, sont disposées en traînées parallèles à la surface de la membrane (fig. 69). Comparativement à ce qu'étaient primitivement ces parties, on peut dire qu'elles ont subi, pendant la période d'achèvement, une véritable sclérose.

Les cellules épithéliales (entoderme de la vésicule ombilicale), tournées vers la muqueuse utérine, et formant la couche la plus superficielle de l'œuf, sont semblablement modifiées. Elles ne sont plus hautes et étroitement serrées (fig. 46), mais revenues sur elles-mêmes, presque cubiques, pâles, remplies d'un liquide transparent et non d'un protoplasma granuleux; elles se colorent à peine par le carmin; la substance chromatique du noyau est rassemblée à la périphérie de cet élément en granulations peu distinctes. Par places (en A, fig. 69), on voit cet épithélium se détacher par lambeaux de la lame fibreuse qui le porte, et le corps de la villosité correspondante apparaît à nu et flétri. Ces dispositions sont assez régulièrement répétées de distance en distance, et présentent des degrés divers tels qu'il n'y a pas à penser à une dislocation produite par le rasoir. C'est bien un processus réel.

En un mot toute la membrane ombilicale est flétrie. Si la gestation se prolongeait au delà du trentième jour, il semble que ce feuillet supérieur de la vésicule ombilicale subirait un sort semblable à celui du feuillet inférieur, et que tout au moins son épithé-

lium pourrait tomber en débris et disparaître. Nous aurons à voir si chez les rongeurs dont la gestation est plus longue que celle du lapin, la dégénérescence de cette paroi ombilicale est portée plus oin que chez lui.

b. La *zone inter-ombilico-placentaire*, pendant la période d'achèvement, présente une telle atrophie absolue et une telle atrophie relative, qu'elle est méconnaissable, difficile à retrouver sur une coupe d'ensemble, à la fin de la gestation.

Nous disons atrophie relative pour désigner ce fait que, la masse ectoplacentaire augmentant de volume tandis que la zone inter-ombilico-placentaire ne s'étend pas, cette dernière, qui primitivement descendait plus bas que la face fœtale du placenta (voy. fig. 40 et 44), semble graduellement remonter (fig. 55, en 2, son extrémité inférieure), de sorte qu'à la fin de la gestation, c'est vers la surface latérale externe de l'ectoplacenta, au fond du sillon qui est limité par la masse ectoplacentaire d'un côté, et de l'autre par la paroi utérine, qu'il faut aller chercher la zone inter-ombilico-placentaire. C'est ce que montre la fig. 61 (pl. VI); ici cette formation inter-ombilico-placentaire (figurée de 1 à 2) est à peu près méconnaissable à un faible grossissement, et elle n'attirerait pas l'attention de celui qui ne l'aurait pas étudiée dans les stades antérieurs. Voilà quant à son atrophie relative, qui porte sur ses dimensions, et ses rapports de niveau avec la masse ectoplacentaire.

Quant à son atrophie absolue, elle porte sur les diverses membranes qui la composent et sur les éléments anatomiques de ces membranes. Nous avons vu qu'à l'âge de dix-sept jours (fig. 44 et 45) le tissu mésodermique de cette zone se dédouble en deux couches, l'une interne, épaisse et vasculaire (vaisseaux allantoïdiens), l'autre externe, mince et doublant les formations ectodermiques correspondantes. L'atrophie porte sur toutes ces couches à la fois, et nous allons examiner, avec les figures 66, 67, 68 (pl. VI), l'état des parties à la fin de la gestation.

La fig. 66 représente, à un grossissement de 15 fois, les parties qui sont en dehors de l'ectoplacenta (EP), à savoir, en allant de dedans en dehors, de droite à gauche sur la figure, d'abord les enveloppes de l'œuf représentées par la vésicule ombilicale (HS), à laquelle fait suite en haut la zone inter-ombilico-placentaire (de 1 à 2), puis la muqueuse utérine (M) reposant sur la musculature (MM). Entre ces diverses membranes sont des cavités, dont il faut bien

spécifier la nature : c'est d'abord, entre l'ectoplacenta et les enveloppes les plus superficielles de l'œuf, le cœlome général (PP; voy. la fig. 44, pl. V); puis, dans la zone inter-ombilico-placentaire, c'est le cœlome accessoire (pp; voy. aussi fig. 45) résultant du dédoublement du tissu mésodermique de cette zone; enfin c'est la cavité utérine (CU), comprise entre la surface de l'œuf et la surface interne de la muqueuse utérine. Après avoir ainsi pris, sur la fig. 66, une vue générale de l'ensemble de la zone inter-ombilico-placentaire, nous pouvons étudier l'état de ses éléments histologiques : il faut le faire en deux régions : d'abord sur un point quelconque de son étendue, ensuite à sa limite inférieure, là où elle se continue avec la vésicule ombilicale.

La fig. 67 représente, à un grossisement de 158 fois environ, les éléments de la zone inter-ombilico-placentaire examinée dans sa partie moyenne (la région 67 de la fig. 66). Sa couche mésodermique interne (I) est formée d'un tissu conjonctif condensé, comme la partie correspondante de la paroi ombilicale (fig. 69), bien différent du tissu conjonctif embryonnaire qui la formait à l'âge de dix-sept jours (voy. fig. 45) et on n'y trouve plus trace des vaisseaux allantoïdiens, qui la vascularisaient primitivement. Les anastomoses qui avaient pu exister entre la circulation allantoïdienne ou placentaire et la circulation omphalo-mésentérique ou de la vésicule ombilicale sont donc une disposition éphémère, transitoire, de nulle importance physiologique. La couche mésodermique externe (E, fig. 67) est plus atrophiée encore; la simple rangée de cellules qui la formaient au dix-septième jour (fig. 45, en E) est tellement flétrie, méconnaissable, qu'elle apparaît sur la coupe comme un liséré amorphe, d'épaisseur irrégulière, avec des points plus foncés qui correspondent aux anciens noyaux. Sur cette figure 67 nous n'avons pu nous empêcher de dessiner cette couche avec plus de netteté qu'elle n'en présente en réalité. Enfin, dans la couche ectodermique, où, déjà à l'âge de dix-sept jours (fig. 45), nous signalions la fusion des cellules superficielles en masses irrégulières, le processus n'a fait que s'accentuer, de sorte qu'à la fin de la gestation les cellules les plus profondes montrent seules, et par places (en 1, 1), des contours plus ou moins distincts, alors que toutes les autres se sont fusionnées en une masse irrégulièrement granuleuse (en 2, 2) avec des amas de noyaux : cette masse est fragmentée, présente des lacunes (en 3, 3), et tend à se diviser en blocs qui

tombent dans la cavité utérine (l'espace CU de la fig. 66); nous précisons ces détails, parce qu'ils auront leur rôle à jouer dans l'interprétation des détritus multiples qui forment le prétendu lait utérin.

La fig. 68 représente la limite inférieure de la zone inter-ombilico-placentaire (la région 2 de la fig. 66). Il était intéressant de porter son attention sur ce point, parce qu'à ce niveau se trouvent les connexions de la zone en question avec la vésicule ombilicale; c'est là qu'on suit l'entoderme de la vésicule ombilicale, de son feuillet supérieur ou invaginé, sur son feuillet inférieur (revoir les figures 36, 38, 40 de la pl. IV, et les fig. 44 et 45 de la planche V). C'est pourquoi, sur la présente figure 68, nous ne nous arrêterons pas au détail de sa moitié supérieure, qui reproduit les détails déjà étudiés sur la fig. 67, mais nous examinerons seulement sa partie inférieure. La première chose que nous y devions rechercher, c'est ce que nous avons appelé précédemment la *zone résiduelle* de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale. Cette zone résiduelle était précédemment, aux quinzième et dix-septième jours, assez considérable pour être reconnue sur les coupes d'ensemble (fig. 40, pl. IV, et fig. 44, pl. V, en R). Au terme de la gestation, elle est tellement réduite, qu'il est impossible d'en reconnaître la trace sur les coupes d'ensemble, à un faible grossissement : on ne la voit pas sur la fig. 61; on peut, à la rigueur, la reconnaître (en 2) sur la figure 66. Mais en examinant à un plus fort grossissement (fig. 68, grossissement de 150 à 200 fois) la région où on sait devoir la trouver (la région du sinus terminal ST, fig. 68), on la retrouve facilement et la reconnaît (en R). La zone résiduelle ne se présente plus ici qu'avec l'apparence qu'aurait la coupe d'une papille ou d'une villosité quelconque. Mais les épithéliums qui couvrent les deux versants de cette saillie (qui est, faut-il le rappeler, une membrane, régnant en ceinture tout autour de l'œuf), ces deux épithéliums sont, de par leurs origines, de nature bien différente : l'interne (*in*) appartient à l'entoderme et en effet il se continue avec l'épithélium (IN) du feuillet ombilical (HS); il représente actuellement tout ce qui reste de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale; l'externe (*ex*) appartient à l'ectoderme, et se continue en effet avec l'ectoderme de la zone inter-ombilico-placentaire. Cependant ces deux épithéliums se continuent directement l'un avec l'autre sur le bord libre de la zone résiduelle, c'est-à-dire que, dans les annexes fœtales, nous voyons s'établir entre l'ectoderme et l'entoderme des continuités semblables à celles qui se produisent

dans l'embryon, par exemple aux deux extrémités du tube digestif, au niveau de l'anus et de la partie supérieure du pharynx[1]. La manière dont s'est établie ici cette continuité est facile à comprendre en se reportant à ce qu'était la zone résiduelle au dix-septième jour (fig. 45, pl. V). Là (en R), cette zone, beaucoup plus longue, était en voie de dégénérescence et ses éléments anatomiques se désagrégeaient; la désagrégation s'est poursuivie jusque vers la base adhérente de la zone, jusque vers le point où un très mince et très court prolongement mésodermique s'insinuait entre les feuillets ectodermique et entodermique de la zone. Finalement la zone a été réduite à cette courte portion, et, sur son bord libre, correspondant à l'extrémité de ce prolongement mésodermique, l'entoderme et l'ectoderme se sont mis en continuité l'un avec l'autre, comme ils le font au niveau de l'anus après résorption de la membrane ano-rectale, comme ils le font au niveau du pharynx après résorption de la membrane bucco-pharyngienne.

Vu l'état rudimentaire de la zone résiduelle à la fin de la gestation, on comprend que cette partie ait pu échapper aux auteurs qui n'en avaient pas suivi graduellement l'évolution. On comprend donc comment ces auteurs, en donnant à l'enveloppe la plus extérieure de l'œuf de la lapine le nom de *faux chorion*, n'ont pas su reconnaître que ce prétendu faux chorion n'est pas partout de même nature, qu'il est revêtu d'ectoderme dans une région (région de la zone inter-ombilico-placentaire) et d'entoderme dans tout le reste de son étendue (hémisphère supérieur invaginé de la vésicule ombilicale).

Il ne nous reste plus, en fait de formations fœtales, qu'à étudier l'ectoplacenta lui-même pendant la période de l'achèvement. En effet nous n'avons pas pu élucider nettement ce que devenaient, pendant cette période, les quelques autres formations fœtales très accessoires que nous avons signalées au dix-septième jour. Tel est le cas de la partie dite espace inter-ectoplacentaire (fig. 44, en I E) et du cœlome accessoire qui y était apparu par clivage du tissu méso-

1. Qu'il nous soit permis de profiter de cette occasion pour bien affirmer ce fait sur lequel tant d'opinions diverses ont été émises, à savoir que, chez l'embryon, l'intestin antérieur se prolonge en avant jusqu'au niveau de la fosse buccale, dont il est séparé par la membrane bucco-pharyngienne. Cette membrane se perfore bientôt et disparaît. Alors la fosse buccale (future bouche, futures fosses nasales) communique avec le pharynx ; mais il n'en est pas moins vrai que tous les épithéliums du pharynx, de l'œsophage et leurs dérivés (poumon) sont ainsi d'origine entodermique et non ectodermique, comme on l'a trop souvent affirmé. On trouvera la démonstration de ces faits dans la série des planches de notre *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889.

dermique développé entre les ectoplacentas. Sur la figure 61, c'est-à-dire sur le placenta à terme, nous avons laissé en blanc cette région (en X), parce qu'à cette époque nous ne retrouvons que des traces informes de la lame inter-ectoplacentaire (ectoderme) et des formations mésodermiqnes correspondantes. Sans doute ces parties s'atrophient, puis se résorbent par un processus semblable à celui décrit pour la zone inter-ombilico-placentaire, mais allant ici jusqu'à une résorption et disparition complète. Cependant, sur ce point, du reste très secondaire, nous ne pouvons être affirmatifs, faute de documents suffisants; nous n'avons disposé pour cette étude que de coupes d'ensemble, et sur les coupes d'ensemble ces parties étaient mal conservées.

c. L'*ectoplacenta*, pendant la période d'achèvement, présente une modification que nous pouvons tout d'abord indiquer en peu de mots, pour en étudier ensuite avec détail le processus : ***la paroi plasmodiale des canalicules ectoplacentaires se résorbe plus ou moins complètement, de sorte que les capillaires fœtaux, sur la plus grande étendue de leur surface, sont directement en contact avec le sang maternel, dans lequel ils baignent à nu.***

Nous savons comment sont constituées ces parois plasmodiales lorsque les complexus canaliculaires sont complètement développés (fig. 54, pl. V). Déjà à ce moment la couche plasmodiale est peu épaisse : bien développée au niveau des noyaux qu'elle renferme, elle s'amincit considérablement dans les intervalles de ces noyaux. Au vingt-quatrième jour, sur une coupe transversale d'un complexus canaliculaire (fig. 60, pl. VI), ces dispositions sont bien accentuées. La formation plasmodiale ne revêt certaines parties des capillaires fœtaux que d'une mince couche (en 1,1), tandis que sur d'autres points, là où sont les noyaux, le protoplasma de la paroi canaliculaire est accumulé autour de ces noyaux, souvent groupés deux par deux (en 2, 2). Mais en somme, sur cette figure, la paroi protoplasmique des canalicules est encore bien complète, et on voit de plus que la lumière des canalicules est traversée par des ponts ou travées de protoplasma, allant d'une portion de la paroi d'un canalicule à la portion opposée. C'est une disposition qui ne pouvait être représentée dans la figure 54 (coupe longitudinale), et qui, bien visible sur les coupes transversales (fig. 60), est en rapport avec le mode de formation des canalicules, par subdivision des tubes primitifs (voy. figures 51 et 53, pl. V).

L'atrophie de la paroi plasmodiale des canalicules commence par la résorption de ces ponts ou travées protoplasmiques. Alors, pour bien voir la constitution des canalicules, il faut examiner soit des coupes d'ectoplacentas dont les voies sanguines maternelles ont été injectées à la gélatine (fig. 62 et 63), soit, sur des coupes d'ectoplacentas non injectés, les régions qui sont le plus gorgées de sang maternel et représentent une véritable injection naturelle. Au vingt-septième jour, sur une coupe longitudinale (fig. 62), la couche plasmodiale, encore continue, est devenue extrêmement mince sur des étendues considérables (en 1, 1); les noyaux forment des groupes éloignés les uns des autres, sans doute parce que les autres parties du placenta (capillaires fœtaux) ont continué à croître (comparer l'étendue de l'ectoplacenta dans la fig. 61 et dans les figures 55 et 44), tandis que la couche plasmodiale s'est arrêtée dans son développement et ne fait plus que s'étendre et s'étaler passivement; ce n'est plus qu'autour de ces noyaux que le protoplasma est accumulé en une masse encore notable. Au vingt-huitième jour, sur une coupe transversale ou oblique (fig. 63), les régions où le protoplasma était précédemment en couche mince sont maintenant complètement dépourvues de cette couche (en 1, 1, fig. 63), de sorte qu'on ne trouve plus de protoplasma qu'au niveau des noyaux. Ces derniers ont un aspect plus brillant, des contours plus nets que précédemment; ils prennent moins les matières colorantes, ou, pour mieux dire, leur centre se colore peu, tandis que leur matière chromatique est rassemblée en granulations à la périphérie. Ce sont des noyaux morts, devenus incapables de proliférer.

Dès ce moment les capillaires fœtaux sont donc à nu et en contact immédiat avec le sang maternel, sur une partie de leur étendue. Dans les derniers jours de la gestation ils arrivent à être ainsi à nu sur la plus grande partie de leur étendue. C'est ce que nous allons voir sur les figures 64 et 65.

Mais avant d'étudier les parties qui y sont représentées, il faut expliquer dans quelles conditions elles ont été obtenues. Pour les figures précédentes, nous avions choisi des coupes de placenta injecté par les voies maternelles, ou bien, sur un placenta non injecté, les régions gorgées de sang maternel. Par suite les canalicules ectoplacentaires y étaient dilatés, et on pourrait penser que l'amincissement, la raréfaction, les pertes de substance que nous venons de décrire dans la paroi plasmodiale de ces canali-

cules tiennent à ce que cette couche plasmodiale a été étirée, forcée, mécaniquement brisée. Il était donc intéressant de poursuivre ces études sur des placentas dont les voies maternelles sont vides et où les conditions mécaniques sus-énoncées ne peuvent être invoquées. Or on rencontre toujours, dans une coupe totale du placenta, des régions où l'état des vaisseaux est l'inverse de celui précédemment décrit, c'est-à dire où les capillaires fœtaux sont seuls gorgés de sang. Telles sont les parties qui ont été choisies pour les figures 64 et 65.

La figure 64 représente une coupe perpendiculaire d'une partie de complexus canaliculaire au vingt-neuvième jour de la gestation. Les capillaires fœtaux (c, c) sont larges, dilatés, bien reconnaissables; pour plus de clarté, on n'a pas figuré le sang qui les remplit. Les cavités des canalicules ecto-placentaires sont au contraire tout à fait méconnaissables, et de fait il n'existe réellement plus à cette époque de canalicules proprement dits : ils ne sont plus représentés que par les espaces (L, L) qui existent entre les capillaires, et leurs parois plasmodiales sont réduites à quelques amas granuleux situés dans les carrefours où se rejoignent ces espaces intercapillaires. Dans ces amas granuleux sont des noyaux, bien distincts de ceux des capillaires par leur forme; mais ces noyaux sont ratatinés, à bords plissés; ce sont bien des noyaux flétris. Le fait essentiel, c'est qu'ici il est bien évident que les capillaires sont à nu sur la plus grande partie de leur étendue, et plongent ainsi directement dans le sang maternel.

La figure 65 représente les mêmes parties sur une coupe longitudinale, c'est-à-dire faite selon l'axe du complexus canaliculaire, qui n'est plus réellement qu'un complexus de capillaires fœtaux (c, c). On y voit les mêmes espaces intercapillaires (L, L), représentant la lumière des canalicules, et, comme reste de la paroi plasmodiale de ces canalicules, les amas isolés de protoplasma granuleux avec noyaux flétris.

Nous avons tenu à mettre en parallèle les aspects représentés, d'une part dans les figures 62 et 63, d'autre part dans les figures 64 et 65. D'une région à l'autre, sur une coupe de placenta à terme, on trouve tantôt l'un, tantôt l'autre de ces aspects, selon l'état de réplétion des voies sanguines maternelles ou fœtales; et on trouve aussi tous les aspects intermédiaires. On conçoit combien doit être difficile l'interprétation de pareilles dispositions pour celui qui n'a

pas suivi pas à pas l'évolution de ces formations, et surtout le processus de régression de la paroi canaliculaire. Des aspects comme celui des figures 64 et 65 sont alors absolument énigmatiques, et nous concevons dès maintenant que nous devrons trouver une grande obscurité et de nombreuses contradictions dans les descriptions des auteurs dont nous passerons bientôt les travaux en revue.

Chez le lapin, dont la vie intra-utérine est courte, la régression de la paroi plasmodiale des canalicules ectoplacentaires ne va pas plus loin que l'état où elle est représentée dans les figures 64 et 65, au vingt-neuvième jour (la parturition se faisant au trentième). Mais chez le cochon d'Inde, où la vie intra-utérine se prolonge du double, la régression va plus loin encore, comme nous le verrons ultérieurement; nous trouverons en effet que les derniers restes de la paroi plasmodiale des voies sanguines maternelles disparaissent complètement et ne sont plus représentés uniquement que par des noyaux flétris demeurés accolés à la surface extérieure des capillaires. C'est donc chez ce rongeur que nous trouverons réalisée de la manière la plus complète la formule du placenta achevé, formule que nous avons déjà esquissée par avance à plusieurs reprises et qu'il nous reste à énoncer d'une manière explicite, comme conclusion à l'étude de la période d'achèvement de l'ectoplacenta.

Le placenta achevé est représenté par des capillaires fœtaux plongeant à nu dans du sang maternel, c'est-à-dire réalisant les conditions les plus favorables pour les échanges de la mère aux fœtus. Le fœtus se nourrit en puisant dans le terrain maternel : il absorbe, par ses vaisseaux placentaires, les matériaux contenus dans le sang de la mère. Pour cette absorption, comme pour toute absorption en général, la grosse question est celle du passage à travers des épithéliums. Lorsqu'il n'y a pas de couche épithéliale interposée, comme lorsqu'on injecte un liquide dans le tissu cellulaire, l'absorption se fait dans les conditions les plus favorables et les plus rapides, car alors les capillaires baignent directement dans le liquide avec lequel le sang entre en échanges. Telle est précisément la condition réalisée pour le sang fœtal vis-à-vis du sang maternel dans le placenta achevé. Nous nous bornons ici à cette simple indication ; après avoir étudié le placenta d'autres rongeurs nous reviendrons sur la signification physiologique de cet organe, telle qu'elle apparaît d'après son évolution histologique, dans les phases successives de remaniement et d'achèvement.

Nous terminerons cette étude de l'achèvement du placenta du lapin par quelques considérations histologiques sur la parturition.

3° *Parturition.*

Pour terminer l'histoire du placenta du lapin nous devons encore examiner comment il se comporte lors de la parturition, c'est-à-dire : 1° dans quelle zone ou couche se fait la séparation entre les parties qui seront expulsées et celles qui demeurent, et quel est le mécanisme du détachement des premières; 2° comment se prépare la réparation de la surface utérine mise à nu par cette séparation.

1° La limite entre les parties qui se détachent et celles qui restent est représentée par la surface externe de ce que nous avons appelé la *couche vésiculeuse permanente ou protectrice* (CVP, fig. 55 et 61), c'est-à-dire que cette couche vésiculeuse est elle-même expulsée, et que, à son niveau, dans toute l'étendue de l'insertion du placenta, il ne reste plus rien de tous les tissus maternels qui avaient subi des modifications histologiques si considérables pendant la gestation : la couche musculaire y est mise à nu, recouverte seulement d'une très mince couche de tissu cellulaire.

Le détachement de la couche vésiculeuse protectrice s'observe facilement, lorsque, sacrifiant une lapine à terme, on fait aussitôt une incision à l'utérus, au niveau d'un renflement, et laisse l'utérus se contracter : le fœtus est expulsé; le placenta reste encore en place, mais se détache facilement pour peu qu'on le manie après avoir largement ouvert l'utérus. En faisant durcir une pièce de ce genre, on obtient ensuite, sur des coupes, des préparations semblables à celle dont une partie a été représentée dans la figure 70 (pl. VI) : on y voit, en x, une fente, un espace produit par ce fait que la couche vésiculeuse permanente (CVP) s'est détachée du tissu cellulaire qui la séparait de la musculature.

Mais ce mode artificiel d'étude ne donnerait qu'une idée imparfaite du processus. Il faut encore examiner des utérus dans lesquels la parturition vient de se faire normalement. On constate alors que la couche vésiculeuse protectrice est non seulement détachée, mais encore brisée en fragments pendant le travail, et que ces fragments sont pliés à angle les uns sur les autres. Nous parlerons dans un instant de la manière selon laquelle la muqueuse des régions voisines vient recouvrir la surface mise à nu, et affronter ses bords comme ceux d'une bourse qu'on ferme : or sur des lapines qui avaient mis bas depuis environ douze heures, il nous est arrivé de

trouver un fragment de la couche vésiculeuse protectrice pincé et retenu entre les lèvres des lambeaux muqueux étroitement affrontés.

La manière dont se comporte la couche vésiculeuse protectrice ne peut être mieux exprimée que par la comparaison suivante : sur une lame de caoutchouc fortement étirée laissons tomber une goutte de bougie ou de cire fondue; quand cette goutte est figée, laissons le caoutchouc revenir sur lui-même ; la couche formée par la cire se détachera en même temps qu'elle se fragmentera (comme se détache et se fragmente une goutte de cire tombée sur la peau des doigts, quand nous faisons accomplir au doigt des mouvements de flexion et d'extension). Le rôle joué dans cette expérience par la rétraction de la membrane de caoutchouc, vis-à-vis de la couche de cire, est rempli, dans l'utérus, par la contraction de la musculature, vis-à-vis de la couche vésiculeuse ou protectrice. Cette couche, dite aussi *vésiculeuse permanente*, n'a pas subi les transformations en pulpe molle présentées par les autres formations maternelles interposées entre elle et l'ectoplacenta ; ce n'est donc pas par le fait de son ramollissement qu'elle se détache, mais uniquement par une action mécanique, violente. Nous comprenons en même temps son rôle physiologique : elle forme une lame parcheminée, une sorte de plateau (nous dirions volontiers *pelle*) avec lequel sont éliminées en bloc toutes les parties pulpeuses qui reposent sur sa face interne ou fœtale, sans que ces parties, à l'état de véritable détritus, viennent en contact avec la musculature mise à nu, comme cela aurait lieu en l'absence de la dite couche vésiculeuse protectrice. Nous voyons donc que, lors de la parturition, il y a élimination de tout ce qui, dans la muqueuse utérine, avait subi des transformations spéciales à la gestation ; en même temps que l'ectoplacenta, nous voyons partir ce qui reste de la couche vésiculeuse intermédiaire et de la couche des gros sinus utérins. A vrai dire la résorption graduelle de ces parties, pendant les tout derniers jours de la gestation, en avait, comme le montre la figure 61, singulièrement réduit la masse. La couche vésiculeuse permanente était devenue à elle seule aussi épaisse que tout le reste.

Enfin le rôle de cette couche vésiculeuse permanente ou protectrice nous apparaît également important au point de vue de la circulation. A sa surface externe il n'y a pas de gros vaisseaux, de sinus utérins, mais seulement des artérioles et veinules de très petit calibre : pendant l'arrachement mécanique de la couche en ques-

tion, ces petits vaisseaux sont étirés et finalement rompus, dans des conditions propres à réduire au minimum l'hémorrhagie.

2° Par le départ des couches sus-indiquées une vaste surface se trouve mise à nu. Cependant on sait que la réparation, la cicatrisation de cette surface se fait avec une extrême rapidité; c'est ce que montrent d'une part les faits physiologiques, à savoir que les femelles de rongeurs sont prêtes à recevoir le mâle et à concevoir aussitôt après la parturition; et d'autre part les expériences des microbiologistes [1], à savoir que l'on peut impunément introduire, dans la cavité utérine des femelles de rongeurs qui viennent de mettre bas, des quantités énormes de microbes pathogènes, sans provoquer aucune infection (il n'y a d'exception que pour le choléra des poules, pour lequel le lapin est d'une extrême sensibilité et s'infecte par toutes les voies naturelles et notamment le tube digestif). Dans le mémoire dont nous venons de reproduire les conclusions, Straus et Sanchez-Toledo rapportent de plus qu'en examinant la muqueuse utérine des lapines après la parturition, ils l'ont trouvée fortement plissée, d'un rouge foncé, vivement congestionnée; qu'en pratiquant l'examen histologique de femelles sacrifiées immédiatement ou peu d'heures après la mise bas, ils ont toujours été frappés de trouver la muqueuse revêtue de son épithélium absolument normal, dans toute son étendue, si ce n'est dans les points extrêmement circonscrits des insertions placentaires.

Cependant, en ayant égard à l'étendue de la région d'insertion du placenta, c'est-à-dire à l'étendue de la couche vésiculeuse permanente, on s'attendrait à trouver, après la parturition, une vaste surface mise à vif. D'après les mensurations prises sur des pièces durcies (c'est-à-dire dans des conditions où nous sommes au-dessous de la valeur réelle des dimensions), sur des utérus à terme conservés avec le placenta et le fœtus en place, on s'attendrait à trouver après la parturition une plaie à vif ayant un diamètre de 2 à 3 centimètres, c'est-à-dire une surface de 5 à 9 centimètres carrés. Au lieu de cela, on a peine à retrouver, par le seul examen de la surface de la muqueuse, la région où avait lieu l'insertion du placenta; elle apparaît non comme une surface mise à nu dans une étendue semblable à celle d'une pièce de deux francs, mais bien comme un point autour duquel la muqueuse est froncée ainsi que

1. Voy. Straus et Sanchez-Toledo. *Recherches microbiologiques sur l'utérus après la parturition physiologique* (Annales de l'Institut Pasteur, 1889, p. 426).

les bords d'une bourse qu'on vient de fermer; souvent les lèvres de cette ouverture sont légèrement renversées vers la cavité de l'utérus; c'est entre ces lèvres que nous avons parfois trouvé, comme il a été dit précédemment, quelques fragments de la couche vésiculeuse protectrice ou permanente.

L'explication de ces dispositions est facile : elles tiennent à deux processus qui ont tous deux pour cause la rétraction considérable de l'utérus : ce sont d'une part la diminution frappante de la surface mise à vif, et d'autre part le glissement, sur cette surface, des parties voisines de la muqueuse, qui viennent ainsi la recouvrir. Ces faits s'observent directement par l'étude de coupes faites sur des utérus après parturition; on y retrouve, en certains points de la région mésométrique, le lieu de détachement du placenta; mais la surface en est réduite à trois ou quatre millimètres, et elle n'est pas à nu; elle est recouverte par une muqueuse qui a glissé sur elle en venant des parties voisines.

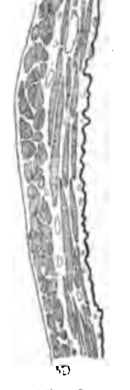


Fig. I.

Il était intéressant de se rendre un compte exact de la rétraction qui amène ces dispositions, et d'en mesurer anatomiquement l'étendue. C'est pourquoi, après quelques constatations faites sur divers utérus, nous avons réalisé d'une manière plus méthodique l'expérience suivante, qui donne des résultats bien comparatifs. Elle a pour but de montrer la différence d'épaisseur et de plissement des diverses tuniques de l'utérus selon que celui-ci est distendu par la présence du fœtus et du placenta, ou qu'il peut revenir sur lui-même après expulsion du fœtus, puis du placenta.

Une lapine à terme est ouverte; la corne utérine gauche renfermait cinq fœtus; l'un des renflements est aussitôt compris entre deux ligatures (pour empêcher l'expulsion du fœtus, laquelle a lieu, à cet âge, par la moindre incision qu'on pratique à l'utérus), séparé de ses voisins, placé dans le liquide de Kleinenberg, puis dans l'alcool. Nous fixons ainsi la paroi utérine dans son état de distension. Une coupe faite dans cette paroi, en un point situé à l'opposé de l'insertion du mésomètre, nous donne les dispositions représentées dans la fig. I, à un grossissement de vingt fois : en L est la couche musculaire longitudinale (la coupe est perpendiculaire à l'axe de la corne utérine); en C, la couche musculaire circulaire; en M, la muqueuse. C'est à peine si cette muqueuse est reconnaissable au

microscope comme membrane distincte, sauf son épithélium, tant elle est distendue et réduite à son minimum d'épaisseur : sa surface épithéliale ne présente que de très légères ondulations, mais pas de plis ni de glandes.

Un autre renflement fœtal, voisin du précédent, ayant laissé échapper son fœtus, mais conservant son placenta, est également séparé et traité comme précédemment, c'est-à-dire qu'après avoir été lié à ses deux extrémités, il est placé dans les liquides fixateurs et durcissants. Il nous donnera l'état de la paroi utérine revenue sur elle-même après expulsion du fœtus, mais contenant encore la masse placentaire. La coupe, faite comme précédemment dans la région opposée à l'insertion du mésentère, est représentée par la figure II (même grossissement de vingt fois et mêmes lettres). On voit quelle épaisseur ont prise les tuniques musculaires, en même temps que la muqueuse est devenue bien distincte, avec une surface très plissée.

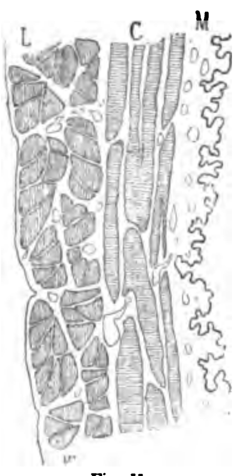


Fig. II.

Enfin dans un dernier renflement, après expulsion du fœtus, le placenta est arraché avec des pinces : la pièce, placée dans les liquides conservateurs, se rétracte fortement, et une coupe, faite dans la même région que précédemment, nous donne les dispositions représentées dans la figure III, toujours à un grossissement de vingt fois. La différence entre la figure I et la figure III semble au premier abord invraisemblable.

Il est donc facile de comprendre maintenant que la plaie faite à la face interne de l'utérus par le détachement du placenta, plaie qui aurait présenté un diamètre de 2 à 3 centimètres si l'utérus était resté distendu, se réduise à deux ou trois millimètres lorsque l'utérus est complètement revenu sur lui-même. D'autre part, la muqueuse qui se plisse sur elle-même d'une façon si multiple (fig. II) par la rétraction de l'utérus, la muqueuse qui se trouve alors être trop étendue relativement à la cavité qu'elle a à revêtir, glisse sur la partie dénudée, déjà si considérablement rétrécie, et la recouvre. La cicatrisation se fera donc comme celle d'une plaie qu'on aurait recouverte d'un lambeau de peau au moment même de sa production. Nous n'avons pas poussé plus loin cette étude chez

le lapin; mais de nombreuses préparations que nous possédons pour le cochon d'Inde et le rat nous montrent qu'il y a encore là quelques phénomènes particuliers à étudier : dans cette plaie, devenue sous-muqueuse, il y a un peu de sang répandu; il reste

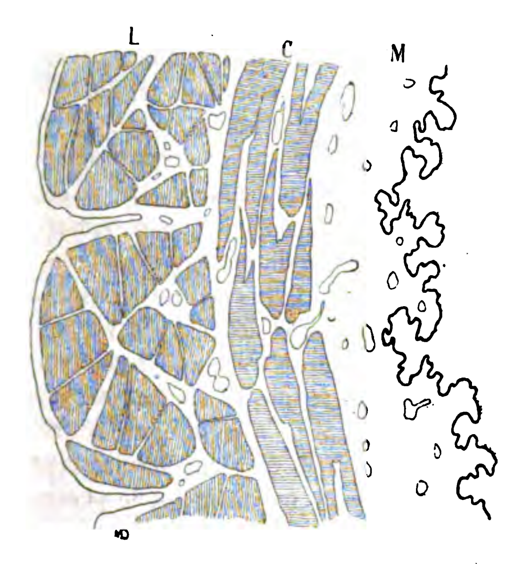


Fig. III.

quelques débris, par exemple de la couche vésiculeuse permanente : c'est à propos des autres rongeurs que nous étudierons la résorption de ces parties; nous aurons aussi sans doute à examiner comment se comportent, pour revenir à leur calibre normal, les gros vaisseaux qui abordaient l'utérus au niveau de chaque renflement fœtal.

Explication des planches I et II.

Planche I.

Fig. 44. — Coupe en totalité, perpendiculairement à son axe, d'un renflement utérin, avec son embryon, au 17e jour de la gestation. Grossissement de 3 fois.

RS, région des gros sinus utérins (V, V); — CVP, région de la couche vésiculeuse permanente ou protectrice; — IC, espace inter-cotylédonaire; — IE, espace inter-ectoplacentaire; — de 1 à 2, la zone inter-ombilico-placentaire; — R, zone résiduelle (de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale); — ST, sinus terminal; — HS, hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale; — PP, cœlome extra-embryonnaire ou inter-annexiel; — CAL, cavité de l'allantoïde.

Fig. 45. — Étude de la zone inter-ombilico-placentaire (de A à B) au 17e jour (figure précédente, en 2). Grossissement de 200 fois environ.

ex, ectoderme de la zone inter-ombilico-placentaire; — VL, VL, ses villosités; — E, lame externe, et I lame interne du tissu mésodermique de cette zone; — PP, cœlome accessoire formé dans cette zone; — PP, la région où est le cœlome primitif; — VA, vaisseaux allantoïdiens; — RR, zone résiduelle (*in*, son entoderme); — HS, hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale (IN, son entoderme); — VO, vaisseaux omphalo-mésentériques; — ST, sinus terminal.

Fig. 46 (cette figure va jusqu'au bas de la planche). La région 46 de la fig. 44, c'est-à-dire la vésicule ombilicale et les parois utérines dans la région opposée à l'insertion du mésomètre. Grossissement de 480 fois.

HS, hémisphère supérieur (invaginé) de la vésicule ombilicale, avec ses vaisseaux (VO) et son entoderme (*in*); — HI, hémisphère inférieur, à l'état de détritus méconnaissable, formé d'un amas de substance granuleuse (1), avec des restes de noyaux de l'entoderme (2, 2), de l'ectoderme (3), et de l'épithélium utérin (4, 4); — E, épithélium utérin régénéré; — *v*, vaisseau de la muqueuse utérine; — *c*, *c*, ses cellules conjonctives; — CG, cellules géantes; — M, musculature.

Fig. 47. — Un complexus tubulaire au 17e jour. Grossissement de 30 fois.

DM, confluents maternels; — DF, confluents fœtaux des tubes qui commencent à subir le travail qui doit diviser chacun d'eux en un complexus canaliculaire.

Fig. 48. — Fragment de la paroi d'un sinus utérin de la région intermédiaire des cotylédons au 17e jour. Grossissement de 400 fois.

1, 1, cellules vésiculeuses intermédiaires, reconnaissables à leurs noyaux multiples; — 2, 2, couche plasmodiale endovasculaire; — 3, 4, cellules individualisées aux dépens de cette couche et présentant des noyaux de dimensions diverses.

Fig. 49. — Fragment de la paroi d'un gros sinus utérin (région RS de la fig. 44), au 17e jour. Grossissement de 400 fois.

1, 1, cellules vésiculeuses vaso-adventices; — 2, 3, 4, divers aspects de la couche plasmodiale endovasculaire.

Fig. 50. — Mêmes parties que la figure précédente : individualisation très prononcée de la couche plasmodiale endovasculaire en cellules (2, 3).

Fig. 51. — Fragment d'une coupe longitudinale d'un tube ectoplacentaire du 18e au 19e jour. Grossissement de 240 fois.

A,B, limites latérales du tube (cloisons intertubulaires); — *c*, capillaires fœtaux de ces cloisons; — L, L, cavité du tube en voie de subdivision.

Fig. 52. — Coupe transversale ou oblique du sommet (confluent maternel) d'un complexus canaliculaire en voie de formation. Grossissement de 260 fois.

1, 1, cellules vésiculeuses intermédiaires; — 2, 2, couche plasmodiale ectoplacentaires; — 3, 3, végétations de cette couche, subdivisant la cavité (4, 4) du tube primitif.

Fig. 53. — Coupe transversale d'un tube ectoplacentaire déjà assez nettement décomposé en canalicules, au 19e jour. Grossissement de 240 fois.

A et B, cloisons intertubulaires (déjà cloisons interlobulaires); *c*, *c*, cloisons intercanaliculaires; — CC, cavités des canalicules déjà plus ou moins isolés.

Fig. 54. — Fragment d'une coupe longitudinale d'un complexus canaliculaire complètement achevé, vers le 21e jour. Grossissement de 260 fois.

A et B, cloisons interlobulaires; — CC, canalicules.

PLANCHE II

Fig. 55. — Vue d'ensemble d'une coupe de placenta, injecté par la mère, au 25ᵉ jour. Grossissement de 3 fois.

CVP, couche vésiculeuse permanente ou protectrice; — RS, région des gros sinus utérins (l'injection qui les remplit est figurée en noir); — 1, 2, limites de la zone inter-ombilico-placentaire; — R, zone résiduelle (de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale); — H, hémisphère supérieur (invaginé) de la vésicule ombilicale; — PP, cœlome; — IE, espace inter-ectoplacentaire; au-dessus, sous forme de fente transversale, est l'espace inter-cotylédonaire.

Fig. 56. — Ensemble d'un complexus tubulaire dont chaque tube est complètement transformé en un complexus canaliculaire, du 25ᵉ au 26ᵉ jour. Grossissement de 30 fois.

1, complexus canaliculaire, avec un long tube caverneux efférent (2); — 3, un complexus canaliculaire avec un long tube caverneux afférent (4); — T, ouverture des tubes dans le confluent fœtal; — CC, canalicules; — *li*, arcades limitantes ectoplacentaires; — RI, région intermédiaire (cellules vésiculeuses intermédiaires); — *c*, *c*, vaisseaux allantoïdiens.

Fig. 57. — Disposition d'ensemble des complexus canaliculaires au 25ᵉ jour. Grossissement de 12 fois.

M, muscles de l'utérus, couche circulaire; — CVP, couche vésiculeuse permanente ou protectrice; — V, gros sinus utérin; — RI, couche intermédiaire (cellules vésiculeuses intermédiaires); — *li*, arcades limitantes ectoplacentaires; — 2, complexus canaliculaires; — 1, 1, tubes caverneux.

Fig. 58. — Transformations ultimes des cellules vésiculeuses intermédiaires au 27ᵉ jour. Grossissement de 400 fois.

1, cellule vésiculeuse intacte; — 2, 3, transformation graduelle du protoplasma en granulations; — 4, 5, 6, transformation graduelle en une pulpe, semée de débris chromatiques.

Fig. 59. — Même transformation des cellules vésiculeuses vaso-adventices de la région des gros sinus utérins au 27ᵉ jour. Grossissement de 270 fois.

1 à 6, transformation graduelle des cellules vésiculeuses en une pulpe semée de noyaux ou fragments chromatiques; — 2, 3, 4, divers états de la couche plasmodiale endo-vasculaire de ces sinus.

Fig. 60. — Fragment d'une coupe transversale d'un complexus canaliculaire au 24ᵉ jour. Grossissement de 520 fois.

4, 4, cavité des canalicules; — 1, 1, régions très minces de leur paroi plasmodiale; — 2, 2, régions où cette paroi est plus épaisse et renferme des noyaux.

Fig. 61. — Vue d'ensemble d'une coupe du placenta aux derniers jours de la gestation (29ᵉ au 30ᵉ jour). Grossissement de 2 fois.

CVP, couche vésiculeuse permanente ou protectrice; — RS, région des gros sinus cotylédonaires; — 1, 2, limites de la zone inter-ombilico-placentaire (voy. fig. 66); — MM, musculature de l'utérus; — M, muqueuse utérine; — HS, paroi de l'œuf (hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale); — EP, le placenta (ectoplacenta); — *x*, région inter-ectoplacentaire.

Fig. 62. — Fragment d'une coupe longitudinale d'un complexus canaliculaire, fortement injecté par les voies maternelles, d'un placenta au 27ᵉ jour. Grossissement de 470 fois.

I, I, cavités des canalicules distendus par l'injection figurée en noir; — *c*, *c*, capillaires fœtaux; — 1, 1, régions où la couche plasmodiale ectoplacentaire est très mince.

Fig. 63. — Fragment d'une coupe transversale d'un complexus canaliculaire, fortement injecté par les voies maternelles, au 28ᵉ jour. Grossissement de 470 fois.

Mêmes lettres que pour la figure précédente.

Fig. 64. — Fragment d'une coupe transversale d'un complexus canaliculaire vide de sang maternel, au 29ᵉ jour. Grossissement de 380 fois.

c, *c*, capillaires fœtaux distendus par le sang fœtal (dont les globules n'ont pas été représentés); — L,L, état dans lequel apparaissent, dans ces conditions, les cavités des canalicules.

Fig. 65. — Mêmes parties sur une coupe longitudinale, mêmes lettres.

Fig. 66. — Région de la zone inter-ombilico-placentaire d'un placenta à terme (voy. fig. 61). Grossissement de 15 fois.

CVP, couche vésiculeuse permanente; — de 1 à 2, limites de la zone inter-ombilico-placentaire; — MM, musculature de l'utérus; — M, muqueuse utérine; — 67, région dont les détails sont repris à un plus fort grossissement dans la figure 67; — pp, cœlome accessoire de la zone inter-ombilico-placentaire; — PP, le cœlome général (voy. les figures 44 et 45 de la planche V); — CU, la cavité utérine (l'espace entre la muqueuse utérine et la surface

de l'œuf, HS); — HS, la vésicule ombilicale (ancien hémisphère supérieur) formant l'enveloppe la plus extérieure de l'œuf; — EP, ectoplacenta.

Fig. 67. — Partie moyenne de la zone inter-ombilico-placentaire d'un placenta à terme (région 67 de la fig. 66). Grossissement de 150 fois.

I, couche mésodermique interne; — E, restes de la couche mésodermique externe; — 1, 1, couche profonde de son ectoderme; — 2, 2, couches superficielles de cet ectoderme, avec ses villosités (VL) et ses lacunes (3, 3); — comparer avec la fig. 42.

Fig. 68. — Partie inférieure de la même zone inter-ombilico-placentaire (région 2, de la fig. 66).

R, la zone résiduelle (comparer avec la fig. 45); — *in*, son entoderme (tout ce qui reste de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale); — HS, feuillet supérieur de la vésicule ombilicale; — IN, son entoderme. — Les autres lettres comme ci-dessus.

Fig. 69. — Un fragment de la vésicule ombilicale (enveloppe la plus externe de l'œuf, ancien hémisphère supérieur) à la fin de la gestation.

fi, sa lame fibro-intestinale; — VO, vaisseaux omphalo-mésentériques; — IN, épithélium (entoderme); — A, région où cet épithélium se détache spontanément.

Fig. 70. — Le placenta pendant la parturition; comparer avec la fig. 66.

x, ligne de séparation entre la couche vésiculeuse permanente (CVP) et la musculature (MM) de l'utérus; — M, muqueuse utérine; — CU, cavité utérine (voir l'explication de la fig. 66).

CARTILAGE BRANCHIAL BILATÉRAL
ET SYMÉTRIQUE

PAR MM.

POIRIER et **RETTERER**

Professeur agrégé, Chef des travaux anatomiques à la Faculté de médecine de Paris.

Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris, Docteur ès sciences.

La présence de nodules ou segments cartilagineux dans la région du cou, en l'absence de tout trajet fistuleux, a été constatée plusieurs fois par les chirurgiens et les anatomistes; mais les cas de productions semblables, bilatérales et symétriques, sont assez rares pour nous engager à publier celui-ci.

Max Schultze [1] a vu sur un enfant de trois semaines, atteint d'un bec-de-lièvre double, une formation cartilagineuse, située à une distance d'un demi-pouce, en avant et au-dessous du conduit auditif externe et sans relation avec le pavillon de l'oreille.

Le premier cas de productions cartilagineuses, symétriques, a été observé et étudié par le professeur S. Duplay [2] : « Un enfant « de cinq ans portait depuis sa naissance de chaque côté du cou, « à peu près à la partie moyenne du bord antérieur du sterno-cléido-« mastoïdien, une sorte de petite apophyse dure, élastique, ana-« logue à une grosse arête, terminée en pointe du côté de la peau « imperforée et se perdant au-dessous du sterno-cléido-mastoïdien. « Le petit corps du côté droit était plus long que celui du côté « gauche et mesurait environ un centimètre. » Après avoir enlevé ces productions, M. S. Duplay constata qu'elles étaient constituées par du fibro-cartilage.

P. Buttersack [3] rapporte une observation semblable chez un

1. *Archiv. de Virchow*. B. 20, p. 378. 1861.
2. *Archives générales de médecine*. 1875. V, I, p. 84.
3. *Archiv. de Virchow*. B. 107, p. 206.

homme de vingt-trois ans « qui portait, sur la face externe des deux « muscles sterno-cléido-mastoïdiens, deux proéminences parfaite- « ment symétriques et constituées par deux formations dures et « nodulaires. Celles-ci étaient mobiles sous la peau, quoique leur « extrémité profonde fût en connexion intime avec le sterno-cléido- « mastoïdien. » Après leur ablation, Buttersack constata que ces corps, longs de 2 centimètres et larges de 1 centimètre, étaient formés de *cartilage réticulé*. Ajoutons que ce sujet présentait au-dessus et en avant du tragus de l'oreille gauche un appendice auriculaire et avait un développement moindre de la moitié gauche du corps thyroïde. Buttersack cite, d'après Lossen, un autre cas de reste

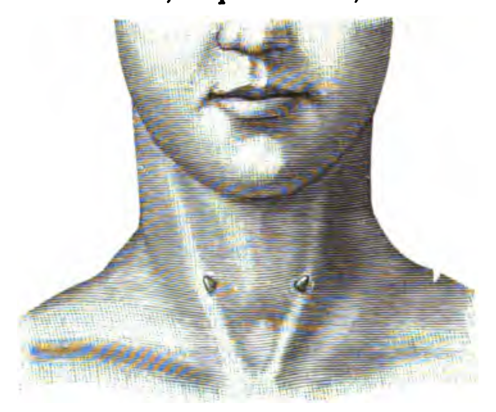


Fig. 1.

cartilagineux, chez un garçon de quatre ans, sur le sterno-cléido-mastoïdien gauche.

Dans son traité des kystes congénitaux, le professeur Lannelongue signale 12 observations personnelles de ces productions dans le domaine de l'appareil branchial : il leur donne le nom de fibro-chondromes branchiaux. Il cite deux cas semblables décrits par Morgan, en 1881. Les figures 21 et 22 du traité de M. Lannelongue rappellent beaucoup notre cas.

Enfin W. Zahn [1] décrit trois cas de restes cartilagineux unilatéraux sur trois sujets âgés de vingt-cinq, vingt-six et trente-trois ans. A ce travail est joint un dessin, représentant un cartilage branchial unilatéral de la région cervicale.

Dans notre cas, il s'agit de deux appendices symétriquement placés sur la région antéro-latérale du cou (voir fig. 1). Ces productions

1. Ueber Congenitale Knorpelreste am Halse. *Archiv. de Virchow*. B. 115, p. 47.

recueillies sur le cadavre d'une femme de quarante ans, siégeaient sur le bord antérieur du sterno-cléido-mastoïdien, à la hauteur de la membrane crico-thyroïdienne : elles formaient là une saillie, véritable mamelon, de huit à 10 mm. de hauteur; la peau qui recouvrait la saillie était amincie et pigmentée; à la base du mamelon, un sillon peu profond le séparait des parties voisines. Au toucher, ces saillies offraient une consistance ferme, résistante; elles jouissaient d'une certaine mobilité qui permettait de diriger leur sommet dans tous les sens; mais leur base, déjà plus fixe, paraissait s'enfoncer profondément sous le bord antérieur du sterno-cléido-mastoïdien, vers le pharynx, en se continuant avec un cordon fibreux facile à sentir. La dissection nous montra que les fibres du muscle peaucier, légèrement écartées, passaient sous les deux faces des petites tumeurs : la veine jugulaire externe passait en dehors d'elles;



Fig. 2.

l'adhérence avec l'aponévrose du sterno-cléido-mastoïdien était assez intime; enfin le tissu fibreux, qui continuait profondément les petites masses dures, se perdait au niveau de la partie interne de la gaine des vaisseaux carotidiens. Le larynx et le pharynx, examinés avec attention, étaient en l'état normal.

Après avoir isolé ces corps, nous avons constaté qu'ils étaient formés par du cartilage qu'enveloppait un épais périchondre : le cartilage droit était long de 12 mm.; le gauche un peu plus long mesurait 15 mm. (fig. 2). L'extrémité libre de ces cartilages était dirigée en haut et en dehors, tandis que leur extrémité profonde s'enfonçait vers l'axe de la région cervicale. L'extrémité superficielle (s) des deux pièces était arrondie, épaisse de 2 à 3 mm., tandis que l'extrémité profonde (p) se présentait sous la forme d'une lamelle aplatie large de 3 mm. et épaisse de 1 mm., Comme le montre la figure 2, la partie superficielle faisait un angle très obtus avec la profonde. Malgré les légères différences que nous venons de signaler dans la conformation extérieure et les dimensions de ces segments cartilagineux, le microscope établit qu'ils ont une constitution

semblable dans leurs diverses parties : ce sont deux tigelles cartilagineuses revêtues d'un épais périchondre. Celui-ci représente une enveloppe fibreuse, épaisse de 0 mm. 2, et dans laquelle on distingue deux couches : l'externe (fig. 3, *pe*), continue avec le tissu sous-cutané, est formée de faisceaux conjonctifs et de fibres élastiques, sur lesquels on aperçoit quelques cellules plates ; la couche interne (*pi*) présente, au milieu des fibres conjonctives et du niveau élas-

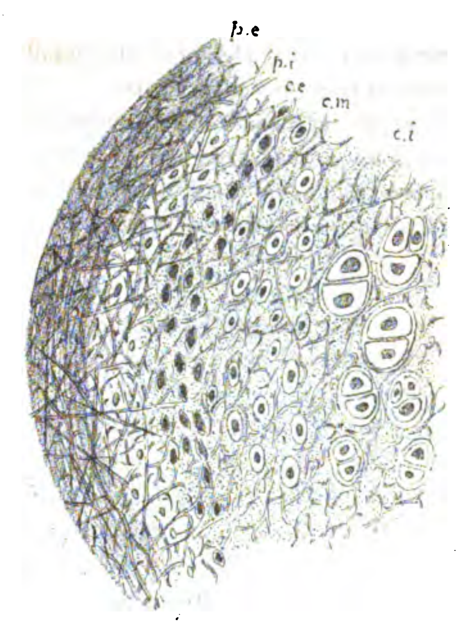


Fig. 3.

tique, une grande abondance de cellules connectives, ovalaires ou arrondies. A cette couche fait suite insensiblement la lamelle cartilagineuse (*ce*), périphérique, où les éléments cellulaires forment des rangées serrées, séparées les unes des autres par les lamelles de tissu transparent et sillonnées par le même réseau élastique. L'aspect et les caractères des cellules, dans cette couche périphérique, sont ceux du cartilage fœtal : elles sont pourvues d'un beau noyau fixant énergiquement les matières colorantes et entourées d'un faible corps cellulaire. Vient ensuite la couche moyenne (*cm*), épaisse, constituée par des cellules cartilagineuses ayant un diamètre de 0 mm. 02 en moyenne et entourées d'une capsule très nette. Le noyau de ces cellules est de 0 mm. 006 à 0 mm. 008 et le proto-

plasma remplit complètement le chondroplaste sans trace de gouttelette graisseuse.

Enfin, le centre de la pièce (*ci*) est occupé par une masse cartilagineuse où les cellules sont réunies par groupes de 2, 3 et 4, chacune étant entourée d'une capsule secondaire, tandis que le groupe tout entier est circonscrit par une capsule cartilagineuse commune. Ajoutons encore que la substance fondamentale de toutes les portions cartilagineuses est traversée partout par le réseau élastique partant du périchondre et présentant des fibres très fines, enchevêtrées et anastomosées en tous sens.

Nous avons donc affaire à un cartilage réticulé ou élastique dont les portions centrales sont à un stade d'évolution plus avancé, puisque les cellules cartilagineuses ont produit des cellules-filles, tandis que, dans la partie moyenne, chaque cellule, entourée d'une capsule unique, passe insensiblement, vers la périphérie, à une zone rappelant le cartilage fœtal. Ce dernier est continu avec la couche cellulaire du périchondre. En un mot, la structure de ces pièces cartilagineuses est celle des cartilages du pavillon de l'oreille, par exemple.

Pathogénie. — L'intérêt de cette observation nous paraît résider dans l'interprétation qu'il convient de donner à ces productions.

Il nous semble que, dans le cas de cartilage bilatéral et symétrique, il est difficile de se rattacher à l'hypothèse de Cohnheim qui voudrait faire dériver ces néo-formations de « germes aberrants ». Avec la plupart des auteurs qui se sont occupés de la pathogénie de ces productions, nous pensons qu'elles se forment aux dépens des arcs branchiaux. Cette opinion, déjà exprimée par Duplay, est confirmée, dit Lannelongue, par l'examen des observations qui nous montrent l'association de ces tumeurs avec différents vices de conformation de l'appareil branchial.

Lors de la communication que nous avons faite à ce sujet à la *Société anatomique* (séance du 26 avril 1889), nous nous sommes abstenus de présenter un tableau d'ensemble des faits embryologiques qui nous portent à admettre la théorie des fentes branchiales, de préférence à toute autre, pour expliquer la production de ce cartilage bilatéral et symétrique.

Si nous nous permettons d'insister, c'est que les raisons et les faits que nous avons invoqués et signalés d'une façon succincte

peuvent paraître insuffisants ou prêter à discussion. En effet, en raison de la complication qu'offre le développement de la région du couet du pharynx, on n'est arrivé que dans ces derniers temps à élucider le mode de formation des nombreux organes qui prennent naissance à ce niveau.

Les livres, parus il y a quelques années à peine, sont pleins d'assertions contradictoires à ce sujet; mais, grâce à des procédés plus rigoureux et à l'examen d'embryons mieux conservés, plusieurs embryologistes distingués viennent d'arriver à des résultats plus nets et qui sont d'une application plus certaine dans l'interprétation des phénomènes d'arrêt de développement. Ces faits permettent de juger les points douteux avec plus de précision que si l'on se contente simplement d'opposer les assertions des uns au texte des autres.

Pour se rendre un compte exact des vices de conformation du genre de celui que nous rapportons, il est indispensable d'avoir présents à la mémoire les faits d'embryologie mis en lumière par les dernières acquisitions de la science pour ce qui concerne la région du cou. Aussi ne craignons-nous pas d'entrer dans quelques détails à ce sujet.

Chez l'embryon des divers vertébrés, la portion antérieure (ou supérieure) de l'intestin figure une extrémité close, le *pharynx*, séparé de la cavité buccale par la *membrane pharyngienne*. L'épithélium de cette poche pharyngienne forme de chaque côté une série de diverticules qui s'avancent dans une direction parallèle au maxillaire, refoulent le tissu mésodermique et se mettent ainsi en rapport avec le feuillet ectodermique. En regard de ces *sillons pharyngés internes*, l'ectoderme s'enfonce également et constitue les *sillons branchiaux externes*. Tel est le mode de formation des sillons branchiaux, fermés à cette époque par l'adossement des assises cellulaires de l'ectoderme et de l'entoderme. Les bandes de tissu intermédiaire qui séparent et soutiennent les sillons branchiaux portent le nom d'*arcs branchiaux* ou *pharyngiens* : ils sont constitués par un axe mésodermique et sont revêtus, sur leur face interne, du feuillet entodermique, et, sur leur face externe, du feuillet ectodermique. Le sort ultérieur de ces organes varie selon le groupe de vertébrés que l'on considère : chez les vertébrés aquatiques, la membrane épithéliale qui réunit deux arcs branchiaux se rompt et il en résulte des canaux qui livrent passage à l'eau : c'est de cette façon que s'établit l'appareil branchial servant toute la vie à la fonction res-

piratoire. Chez les vertébrés supérieurs, les arcs branchiaux représentent un appareil rudimentaire, ne servant jamais à la respiration. Il y a là un arrêt de développement qui pourrait débuter par ce fait que les sillons branchiaux internes et externes resteraient toujours séparés par la double lamelle épithéliale, sans communication aucune de l'un avec l'autre. Des auteurs éminents, tels que His, Kölliker, Born, soutiennent cette opinion. Nous ferons remarquer à ce propos que, même en admettant comme normale l'occlusion des sillons branchiaux, il suffirait d'un trouble léger dans l'évolution normale pour amener la perforation de la mince lamelle épithéliale qui réunit deux arcs branchiaux.

Cependant à la place de ces présomptions, nous possédons aujourd'hui des faits observés au moyen des méthodes les plus rigoureuses, par H. Foll [1], par P. de Meuron [2], par Kastschenko [3].

Les observations de ces savants portent sur les embryons de porc et les embryons humains : par le procédé des coupes et après inclusion dans la paraffine, ce qui maintient les éléments en place, ces auteurs ont constaté que les fentes branchiales sont constituées par un canal, il est vrai, fort étroit : la lumière est bien distincte sur toute l'étendue de la fente et l'épithélium du pharynx passe sans interruption à l'épiderme extérieur. « Je suis donc en mesure, dit P. de Meuron (*loc. cit.*, p. 592) de contredire d'une manière positive l'opinion exprimée à plusieurs reprises par His que chez les embryons de mammifères et en particulier chez l'homme, les fentes branchiales ne s'ouvriraient jamais complètement. »

Sauf la première fente branchiale, on voit, dans l'évolution normale des mammifères, ces orifices s'oblitérer complètement; mais qu'il survienne un arrêt de développement, il persistera forcément un trajet fistuleux ou un kyste.

L'embryologie explique donc de la façon la plus satisfaisante la fréquence de ces productions dans la région du cou. Leur structure et leurs connexions avec le pharynx semblent confirmer la pathogénie de ces affections.

Cette théorie si simple a été mise en doute le jour où l'étude de la région a mis en lumière d'autres faits de développement des plus importants. D'autres organes, en effet, y prennent naissance, et cela,

1. H. Foll. *Recueil zoologique suisse*. Tome I.
2. P. de Meuron. *Ibid*. Tome III. 1886.
3. Kastschenko. *Arch. f. mik. Anat.* T. 30, p. 1. 1887.

aux dépens mêmes des sillons branchiaux internes ou externes. Nous voulons parler du thymus et de la glande thyroïde qui se forment dans cette région et dont le développement ressemble à celui d'une glande ordinaire : à cet effet on voit l'épithélium des fentes branchiales proliférer et pousser des prolongements cellulaires qui pénètrent dans le mésoderme.

Mais l'origine même de ces invaginations a été difficile à déterminer en raison de la forme particulière qu'affecte la région du cou à cette époque : des quatre arcs branchiaux des mammifères, les deux derniers acquièrent un développement bien moindre. A la suite de la prédominance des deux premiers arcs et de l'arrêt d'évolution relatif des deux autres, on voit apparaître bientôt des modifications dans les connexions et les distances réciproques de ces organes.

Il se forme ainsi à ce niveau une dépression limitée en haut par le deuxième arc branchial et en bas par la paroi thoracique ; His lui a donné le nom de *sinus précervical.* Le diverticule extérieur de la deuxième fente branchiale continue à s'y ouvrir, tandis que les derniers arcs branchiaux semblent s'avancer ou être refoulés du côté du pharynx.

Ces faits bien constatés, et si l'on considère l'opinion de His, à savoir que les fentes branchiales ne seraient jamais ouvertes à l'extérieur chez l'homme, on comprend aisément que, selon cet auteur, l'épithélium pharyngien n'arriverait pas en contact avec l'épiderme extérieur. Pour His le thymus serait de nature exclusivement ectodermique et prendrait naissance aux dépens du revêtement ectodermique situé entre le troisième et le quatrième arc branchial (*sinus précervical*).

On a voulu tirer parti de ces données de His pour décrire une origine et un mode de développement tout différents au thymus, d'une part, à la thyroïde de l'autre. Mais cette distinction n'est pas soutenable, puisque ces deux organes se forment aux dépens de l'épithélium de l'appareil pharyngien. La hauteur où se fait l'invagination simple ou multiple, varie; mais le processus général est analogue. « Il suffit, dit H. Foll (*Recueil zoologique suisse*, T. 1, n° 3, « p. 379) de jeter un coup d'œil sur les figures et la description de « His pour voir que, sur ses coupes épaisses et ses reconstructions « trop schématiques, il ne s'est nullement rendu compte de cette « disposition particulière (par exemple de la situation profonde de

« la quatrième poche branchiale), car celui qui ne l'a pas saisie ne « saurait comprendre exactement la manière dont la trompe d'Eus- « tache et le thymus prennent naissance l'un aux dépens de la « première fente, l'autre aux dépens de la quatrième. »

P. de Meuron (*loc. cit.*) n'est pas moins explicite : il a pu se convaincre que, chez l'homme et le mouton, le thymus provient réellement de la fente branchiale : et comme les feuillets ectodermique et entodermique sont confondus au point où il prend naissance, P. de Meuron ajoute que l'on ne peut discuter la question de savoir si le thymus est d'origine ectodermique ou entodermique.

Certaines fistules ou kystes congénitaux pourraient reconnaître pour cause la persistance et la non-oblitération de l'invagination du thymus; mais il nous semble qu'il est difficile d'y ramener l'existence de nodules cartilagineux, surtout quand ils sont bilatéraux et symétriques [1].

Reste la glande thyroïde : elle prend naissance aux dépens d'une invagination de l'épithélium antérieur du pharynx (au niveau du deuxième arc branchial), et immédiatement en avant du point où se formera la langue.

Des rudiments latéraux, provenant de deux diverticules symétriques de la paroi pharyngienne ventrale, au niveau de la quatrième fente branchiale, prendraient une part prépondérante à sa

1. Il est probable que la région cervicale, en raison de son développement complexe, peut présenter d'autres variétés de vices de conformation peu connus. Nous citons, à cet effet, une anomalie que vient de nous signaler M. Lejars, prosecteur de la Faculté de médecine. En voici le résumé prélimiuaire, d'après M. Lejars : « Un homme adulte, servant aux dissections, présentait, sur la partie antéro-latérale droite du cou, à deux travers de doigt du sternum, un petit orifice cutané de 1^{mm} de large à peu près, suintant et d'apparence fistuleuse. Un stylet, introduit dans cet orifice, remontait jusqu'au tiers supérieur du cou.

« La dissection fit découvrir un long tractus, rubané, rouge et musculaire, qui, d'abord superficiel, plongeait dans la profondeur, au niveau de la grande corne hyoïdienne, et qu'on put suivre jusqu'au pharynx où ses fibres se perdaient en s'entrecroisant avec celles du constricteur supérieur.

« Le long canal dont ce ruban musculaire était creusé ne se prolongeait pas plus haut que le bord supérieur du cartilage thyroïde. Là, on trouvait accolé à la bandelette rouge, un lobule jaunâtre gros comme une lentille et qui offrait entièrement l'aspect d'un lobule de glande salivaire. Il émettait un fin canal, à paroi blanchâtre et mince, et c'était ce conduit excréteur qui, entouré d'une gaine musculaire, descendait jusqu'à l'orifice fistuleux pré-sternal où il venait s'ouvrir.

« L'examen histologique montra en effet que le lobule avait la structure des glandes salivaires, que la bandelette rouge était traversée suivant sa longueur par un conduit excréteur analogue, lui aussi, aux conduits salivaires.

« Du côté gauche, on trouva le même tractus strié, superficiel en bas, finissant en haut sur la paroi postérieure du pharynx; mais il était plein dans toute sa hauteur et l'on ne trouvait, de ce côté, ni glandule salivaire accessoire, ni orifice cutané. »

constitution chez l'homme, selon His; une part insignifiante chez le porc, selon Kastschenko. L'origine de la thyroïde est donc bien connue : c'est une évagination de la paroi pharyngienne.

Il est vrai que quelques-uns, s'en rapportant exclusivement aux données de His, ont cru pouvoir attribuer la formation de l'isthme de la thyroïde à l'invagination médiane et celle des lobes latéraux aux invaginations latérales. Mais P. de Meuron et Kastschenko sont loin de confirmer cette vue : « L'ébauche impaire de la thyroïde, dit « P. de Meuron en parlant du mouton, offre deux parties latérales « volumineuses et un isthme médian qui les réunit. Ces deux par- « ties latérales se recourbent légèrement en arrière de manière à « embrasser la trachée. Quoique nous n'ayons affaire ici qu'à la « glande primitive seule, nous retrouvons donc à peu près la même « disposition que chez l'adulte. On ne peut donc pas dire que les « lobes latéraux de la thyroïde proviennent exclusivement des « thyroïdes accessoires (invaginations latérales). »

Comme pour le thymus, His a signalé la persistance du conduit de l'ébauche impaire, lequel resterait de cette façon en relation avec la base de la langue. Ceux qui aiment la controverse se sont emparés de ces assertions de His et répètent que les kystes et les fistules de la région cervicale ne sont pas tous d'origine branchiale, mais dépendent de la persistance du conduit médian de l'invagination thyroïdienne. C'est possible; malheureusement pour la théorie, les données de His n'ont pas été confirmées pour ce qui regarde le développement normal : c'est ainsi que P. de Meuron (*loc. cit.*, p. 594) n'a jamais rencontré chez aucun embryon ni de mammifère ni d'un autre vertébré la persistance du cordon unissant la thyroïde au pharynx. Le ductus lingualis de His est par suite très douteux. Kastschenko (*loc. cit.*) a constaté de même l'atrophie constante des conduits ayant donné naissance aux thyroïdes accessoires.

Tels sont les faits de développement qui nous empêchent d'accepter la théorie de His à l'exclusion de toute autre. Mais il y a d'autres considérations basées sur l'ensemble de l'évolution de la région, qui apportent un appoint nouveau à la doctrine des fentes branchiales. Celle-ci est de date relativement récente; en effet, bien que Hunczkowsky en 1789, puis Dzondi en 1821 aient déjà décrit des fistules dans la région du cou, Ascherson [1] le pre-

1. Ascherson. *De fistulis colli congenitis*. Berlin, 1832.

mier a imposé à ces malformations le nom qu'elles portent et les a expliquées par une non-oblitération des fentes pharyngiennes.

Depuis, les observations se sont multipliées et ce vice de conformation qui passe pour être très rare aux yeux de ceux qui ne suivent pas les progrès de la science, est au contraire assez fréquent. C'est ainsi que Fischer [1] a réuni 82 observations de fistules pharyngiennes publiées par les auteurs français, allemands et anglais. Ces observations se divisent en 64 fistules unilatérales et 18 bilatérales, ce qui donne le chiffre de 100 fistules. Sur 29 individus, la fistule était complète; chez 21 malades, on pouvait établir l'influence de l'hérédité.

D'autres faits d'anatomie et de structure militent également en faveur de cette théorie : c'est, d'une part, *la formation constante de pièces squelettiques au sein des arcs pharyngiens*, et, d'autre part, *la coexistence de vices de conformation de l'oreille moyenne et externe*, dans les cas de fistule branchiale.

Il est aujourd'hui démontré que le premier arc donne naissance au cartilage de Meckel et à diverses pièces cartilagineuses de l'oreille moyenne (marteau et enclume), que le deuxième arc fournit les pièces d'où naîtront l'apophyse styloïde, le ligament stylo-maxillaire et la petite corne de l'os hyoïde, et, enfin, que le troisième arc est le siège de production des grandes cornes de l'os hyoïde. Nous ne parlons que des faits bien constatés, chez les mammifères, et nous passons sur tout ce qui est hypothétique et particulièrement sur ce qui touche le quatrième arc.

Voilà pour les phénomènes qui caractérisent l'évolution du tissu mésodermique constituant l'axe même des arcs branchiaux. Mais les ressemblances de certaines pièces squelettiques avec notre cartilage sont plus profondes encore et se poursuivent jusque dans la structure intime de ces organes. Il nous suffira de comparer le squelette de certaines portions de l'oreille moyenne et externe à nos deux nodules anormaux. On sait depuis les recherches de nombreux observateurs, et les belles figures de His, de Moldenhauer et de Kastschenko le prouvent, que l'ouverture extérieure de la première fente s'entoure de bords épaissis dans lesquels apparaissent des saillies donnant naissant au tragus, à l'antitragus, à l'hélix, etc. Il suffit de comparer les figures de His et de Kastschenko

1. Billroth und Lücke. *Handbuch der allgem. und speciel. Chirurgie.* Krankheit. des Halses. 1880.

en particulier à notre dessin I, pour être frappé des analogies de forme entre ces saillies normales et notre double tubercule. Mais il y a plus : le squelette de l'oreille externe, aussi bien que la portion cartilagineuse de la trompe d'Eustache, est constitué par un tissu particulier de tous points identique à celui qui forme notre anomalie : c'est du cartilage réticulé typique et l'inspection de la figure 3 en apprendra plus que toute description.

Puisque l'évolution normale de la région branchiale aboutit à la production de pièces squelettiques de structure semblable à ce que nous constatons dans notre cas tératologique, il nous semble légitime d'admettre une origine commune. Nous faisons observer que dans le cas de persistance d'une fente branchiale, on a vu la paroi mésodermique qui la limite présenter des segments cartilagineux anormaux. Nous rappelons les cas bien connus de nodules osseux observés par Heusinger et Manz le long des fistules branchiales ou dans un kyste branchial décrit par Virchow.

Parfois il y a d'autres vices de développement dans l'appareil branchial et qui coexistent avec des fistules branchiales. Plusieurs faits semblables ont été signalés par les chirurgiens et les anatomistes. Nous nous bornons à citer l'observation suivante, qui vient de paraître dans le numéro de mars des Archives de Virchow, 1889 (p. 548), et dont nous n'avions pas connaissance au moment où nous avons fait la communication préliminaire de notre cas à la Société anatomique. Elle est due au docteur Koslowsky (de Kijew) : il s'agit d'un sujet bien portant de vingt et un ans, dont l'oreille externe présentait une conformation anormale avec des dépressions borgnes et où les osselets de l'oreille moyenne avaient une direction vicieuse. En même temps, il y avait dans la région du cou, *à gauche*, au niveau du bord supérieur du cartilage thyroïde, sur le bord antérieur du sterno-cléido-mastoïdien, une fistule congénitale complète.

Mais fait des plus intéressants pour nous et concordant de tous points avec la pathogénie basée sur un vice de développement des arcs branchiaux, il existait *à droite*, au point homologue de la fistule gauche, une saillie rougeâtre de la peau, couverte de squames sèches. Au toucher, Koslowsky sentit, à cet endroit, à travers la peau, *un cordon de consistance ferme* se dirigeant en haut. « La palpation « montrait nettement, dit l'auteur, que ce cordon n'était pas con- « stitué par du tissu osseux comme dans les cas de Heusinger et de « Manz », cités plus haut.

Cette observation nous offre, pour ainsi dire, la transition entre la fistule d'un côté, et la pièce squelettique développée de l'autre côté de l'appareil branchial. Lorsque le cartilage unilatéral existe seul, l'interprétation pourrait prêter à discussion, mais quand on a affaire au cas précédent ou à des pièces cartilagineuses bilatérales et symétriques de structure absolument identique à certains dérivés des arcs branchiaux, il n'est guère possible de les considérer autrement que comme ayant pris naissance aux dépens des mêmes organes embryonnaires. Les embryologistes comprendront les raisons pour lesquelles nous insistons tout particulièrement sur ce fait de structure.

Il est plus difficile de décider si le cartilage est un nodule provenant du second arc, figurant une pièce détachée, pour ainsi dire, du squelette hyoïde, ou s'il représente une pièce développée dans l'un des arcs suivants.

La ressemblance des deux tubercules cartilagineux avec les ébauches cartilagineuses de l'oreille permet de supposer qu'ils ont pris naissance au pourtour de l'orifice externe de l'une des dernières fentes branchiales.

Les détails embryologiques dans lesquels nous sommes entrés mettent le lecteur à même de voir que l'explication que nous adoptons, cadre mieux avec les phénomènes de développement normal que la théorie de l'inclusion fœtale ou la persistance de l'invagination donnant naissance au thymus ou au corps thyroïde. En effet, en passant en revue les observations ayant trait aux anomalies des fentes branchiales, on peut les grouper de la façon suivante : a, persistance de la fente avec orifice externe et interne (fistule complète) ; b, persistance de la fente avec orifice externe ou interne (fistule borgne) ; c, persistance d'une portion de la fente avec oblitération des orifices (kyste branchial). Dans toutes ces variétés, la paroi mésodermique peut rester conjonctive ou devenir le siège d'un nodule cartilagineux et même osseux. Lorsque la fente branchiale disparaît totalement, il peut se faire qu'il ne persiste que le segment cartilagineux, seule trace de l'arc branchial sur l'une des moitiés ou sur les deux côtés du corps. C'est à cette dernière variété que se rapporterait notre observation.

Une question peut encore être posée, c'est celle de savoir si ces restes cartilagineux ne peuvent pas, sous certaines influences, prendre un accroissement subit et donner naissance à des enchon-

dromes. Zahn (*loc. cit.*) rapporte le cas d'un enchondrome, enlevé par J. Schaeffer dans la région cervicale, et dont la structure rappelait par places celle du tissu cartilagineux réticulé. Il ne rejette nullement la possibilité de l'origine branchiale de ces tumeurs qui pourraient prendre naissance aux dépens de restes branchiaux à la suite d'un traumatisme, ou, comme le voudrait Virchow, sous l'influence des troubles évolutifs qui surviennent à l'époque de la puberté.

L'inspection de notre figure, qui rend fidèlement la structure des deux cartilages, permet à tout histologiste de se faire une idée exacte des nombreuses assises cellulaires ayant tous les caractères du cartilage fœtal en voie de prolifération. Tout en faisant des réserves sur la possibilité de l'accroissement de ces restes branchiaux, nous ne pouvons nous empêcher d'attacher plus de poids à ce caractère positif qu'à toutes les considérations reposant sur des raisonnements plus ou moins ingénieux et appartenant toujours, quoi qu'on fasse, au domaine de la spéculation.

SUR UN CAS DE PITYRIASIS RUBRA
(TYPE HEBRA)

Par les Docteurs **PETRINI** (de Galatz) et **BABES**,
Professeurs à la Faculté de médecine de Bucharest.

(Planche III.)

En octobre 1886, nous avons reçu dans notre service de l'hôpital Colentina un malade atteint de pityriasis, et qui présentait un cas type de cette affection, selon la description donnée par Hebra.

Sans faire ici l'histoire du pityriasis rubra universalis, nous devons préciser le sens qu'on a donné à cette dermatose.

Les premiers auteurs qui font mention du pityriasis rubra sont Willan et Bateman, et c'est d'après leur description que se sont guidés les observateurs qui les ont suivis. Déjà à cette époque les auteurs anglais indiquent la possibilité d'une longue durée du pityriasis, et parlent de la gravité de cette dermopathie.

Plus tard Biett, Alibert, Rayer, en observèrent quelques cas; Rayer décrivit ceux qu'il recueillit, sous le nom de pityriasis généralisé. Devergie [1] préfère la dénomination de pityriasis rubra, et admet deux variétés : aiguë et chronique, répondant peut-être, comme le dit très bien notre distingué confrère le Dr Brocq [2], de Paris, à la dermatite exfoliatrice généralisée, et au pityriasis chronique grave, type de Hebra.

Bazin [3], guidé par ses doctrines sur les herpétides, admet un pityriasis rubra chronique, mais donne à cette affection une signification tout autre, et qui change complètement le sens donné à cette dermatose par ses prédécesseurs; il crée le nom de « herpétide maligne exfoliatrice ». Nombre d'observateurs après lui ont compris le pityriasis rubra de la même manière. Ne voit-on pas encore aujourd'hui

1. Devergie, *Traité pratique des maladies de la peau*, 1854, t. II, p. 160.
2. Brocq, *Étude critique et clinique sur le Pityriasis rubra*, p. 7.
3. Bazin, *Leçons sur les affections cutanées arthritiques et dartreuses*, 1868, p. 250.

en France des observations publiées sous le titre de herpétide maligne exfoliatrice? Et que sont ces herpétides exfoliatrices? Tout psoriasis, eczéma, etc., de nature herpétique et de longue durée, rebelle au traitement, accompagné d'une coloration rouge et généralisée de la peau, et d'exfoliation lamelleuse épidermique abondante, avec état général grave, était pour l'illustre Bazin une herpétide maligne; de sorte que le pityriasis rubra, dans le sens de Bazin (herpétide exfoliatrice généralisée), survient toujours consécutivement à une autre dermatose; c'est, comme on l'a dit, l'asystolie des maladies cutanées, si l'on peut me permetre cette expression. Or, nous le verrons, le pityriasis de notre observation constitue une dermopathie primitive et chronique.

Le professeur Hardy [1] voit dans le pityriasis rubra universalis la dermatite exfoliatrice, aussi ne le décrit-il pas dans son nouveau livre.

Enfin Ferdinand Hebra, de Vienne, décrit un pityriasis rubra à type spécial, qui, comme nous venons de le dire, peut être considéré comme la forme chronique de la dermatose décrite par Devergie le premier. Cependant Hebra, par sa grande autorité, contribua, depuis sa description, à faire admettre par tous les dermatologistes cette forme rare de dermopathie. Aussi voyons-nous ensuite Neumann [2], et surtout le professeur Kaposi [3] en donner une bonne et complète description, à laquelle on devrait se tenir.

Voici la définition de Kaposi : « Nous entendons par pityriasis rubra une affection tout à fait spéciale, décrite en premier lieu par Hebra; elle s'observe très rarement, et est caractérisée par l'état suivant : elle ne présente ni papules, ni vésicules, ni pustules, mais toujours simplement et uniquement, depuis son début et pendant toute sa durée, de la rougeur et de l'inflammation de la peau; nous ajouterons ce qui ressort des symptômes : inflammation chronique et légère de la peau, avec desquamation incessante, furfuracée (comme du son) de l'épiderme et sans aucun suintement. »

A la suite des savants dermatologistes de Vienne on observa cette dermatose tant en Angleterre qu'en Amérique, et on conserva le sens donné par Hebra.

1. Hardy, *Traité des maladies de la peau*, 1886, p. 822.
2. *Traité des maladies de la peau*, par le professeur Neumann, de Vienne, 1880, p. 272.
3. *Leçons sur les maladies de la peau*, de Kaposi, traduit par E. Besnier et A. Doyon, Paris, 1881, t. I, p. 516.

Mais Erasmus Wilson[1], ayant observé quelques cas de dermatite exfoliatrice généralisée à desquamation lamelleuse, leur donne la dénomination de pityriasis rubra foliacea, puis ensuite de dermatite exfoliatrice généralisée. Disons en deux mots que la dermatite exfoliatrice présente une desquamation lamelleuse, du suintement, que nombre de malades guérissent au bout de quelques mois, que même tous ont guéri jusqu'à présent; tandis que dans le pityriasis rubra de Hebra, nous avons une desquamation furfuracée, aucune efflorescence, aucun suintement de la peau. La maladie évolue pendant deux, trois ou quatre ans, et se termine par le marasme et la mort.

Depuis E. Wilson, la plupart des auteurs anglais et américains confondent ces deux dermatoses que nous voudrions voir différencier soigneusement, d'autant plus que l'évolution et la terminaison en sont bien différentes, comme on le voit.

Voici maintenant notre observation, avec la description microscopique des lésions trouvées dans les fragments de peau pris sur le malade :

Le 2 octobre 1886. entre dans mon service V... C., âgé de vingt-trois ans, de nationalité serbe : non marié, travaillant à la campagne, il est affecté depuis quelque temps de rougeur et de desquamation.

Il nous dit avoir toujours joui d'une bonne santé, travaillant beaucoup, et toujours bien développé. Il ne connaît personne dans sa famille ayant eu des manifestations de la peau.

Il fait remonter sa maladie actuelle à deux ans; il ressentit à cette époque, d'abord une faiblesse générale, puis des fourmillements par tout le corps accompagnés de fièvre, surtout le soir; il avait de l'inappétence, des envies de rendre et parfois des vomissements. Au bout d'une semaine de cet état, il aperçut sur les parties latérales du cou une rougeur, qu'il compare à celle de l'érysipèle, sans démangeaison. Deux jours après il voit apparaître sur cette rougeur de petites éminences semblables à des grains de millet, rouges sur leurs bords et blanchâtres au centre. La démangeaison apparaît sur ces régions, et le malade détermine en se grattant une desquamation pareille, dit-il, à du son. Puis la rougeur s'atténue, et la desquamation, qui persiste, devient blanchâtre.

Quelques jours après, la rougeur gagne les épaules et les mem-

1. *Diseases of the Skin*. Sixth édition, 1867, p. 176, et *Lectures on Eczema*, 1870, p. 356.

bres supérieurs; il y voit paraître les petites éminences dont nous avons parlé plus haut : elles sèchent au bout de deux jours, et font place à une desquamation identique à celle mentionnée ci-dessous. Il consulte, et on lui ordonne des bains de Barèges et des onctions sur les parties atteintes avec de l'huile d'amandes. Mais la rougeur et la desquamation ne cessent de s'étendre, et six mois après elles ont envahi toute la surface cutanée du malade.

Celui-ci se sentait, dit-il, serré comme dans un corset : couché, il avait de la difficulté à se mouvoir; sa peau était sèche, rétractée, et parfois même, comme si elle eût été trop étroite pour le volume du corps, elle crevait par places, lui causant ainsi de la cuisson : le matin en se levant, il ramassait dans son lit une ou deux poignées de desquamation pareille à du son.

Un an après le début de cette dermopathie, le malade s'aperçoit qu'il a de la difficulté à mouvoir ses doigts, à cause de la rétraction de la peau et de la douleur que lui causent les mouvements de flexion : il prend l'habitude de tenir les doigts en extension, et arrive ainsi à un commencement d'atrophie, plus prononcée à l'indicateur et au petit doigt de chaque main.

Cependant, malgré des soins plus ou moins empiriques, le malade se sentant de plus en plus mal, se décide à venir à Bucharest. Il entre à l'hôpital Coltzea, où je le vois dans le service de clinique médicale de notre confrère le Dr Racovicéno. Celui-ci voulut bien, sur notre demande, le confier à nos soins, et le malade passa dans notre service.

En regardant le malade surtout déshabillé, l'observateur remarque dès l'abord une rougeur intense, couverte de fines squames épidermiques, et couvrant toute la surface cutanée. Le malade marche avec peine; il dit se sentir très faible et serré dans sa peau. Celle-ci est sèche et ridée. Il a bon appétit, et n'a pour le moment aucun trouble gastrique ou autre. Il est très sensible au froid, et quoique la saison soit encore chaude, il se couvre avec soin dans son lit. Il est encore assez bien musclé. Ce qui frappe le plus l'observateur c'est sa figure ridée, la façon dont il se tient dans son lit, assis et presque accroupi, et la teinte rouge générale de la peau : la rougeur disparaît à la pression digitale, et reparaît ensuite. Lorsqu'on lui demande pourquoi il se tient si mal dans le lit, il répond qu'il se sent serré, sensation qui l'ennuie beaucoup, et qu'il a ressentie, comme nous l'avons dit, dès le début de la maladie.

L'aspect ridé du visage, dû probablement à la rétraction du tissu élastique du derme, et les sillons plus prononcés qu'à l'état normal se remarquent sur toute la surface cutanée. Les régions abdominales et dorsales présentent quelques petites crevasses, à direction longitudinale, de haut en bas, et sur ces crevasses des égratignures faites en se grattant.

Le cuir chevelu est rouge, couvert de productions épidermiques furfuracées, comme le reste du corps : il paraît rude au toucher, et épaissi bien que par places le tissu cutané soit atrophié.

La peau est rouge, amincie, un peu brillante, à la région antérieure du coude, à la région poplitée, et sur les jambes. La peau du visage n'est nullement rude au toucher, mais elle est rouge, comme le reste du tégument, et présente, par places, les mêmes productions épidermiques furfuracées, semblables à du son, et en partie détachées. Sur le cuir chevelu, on remarque quelques petits points d'alopécie, les cheveux sont en général rares, et le système pileux est profondément altéré par places : ainsi, dans les régions axillaires, les poils sont complètement tombés; les cils et les sourcils rares, les moustaches représentées par quelques poils follets; elles sont tombées au dire du malade; les régions inguinales ne présentent plus que peu de poils.

La peau est partout sèche, le malade transpire très rarement, et fort peu; il se sent, nous l'avons déjà dit, serré comme dans un corset; il se tourne difficilement dans son lit, et se tient courbé lorsqu'il marche dans la salle.

Cet état est dû probablement à la rétraction du tissu élastique dermique à la suite de l'extension de la peau, à la disparition en partie du tissu, et à l'hypertrophie des muscles lisses de la peau.

Toute la surface cutanée, qui est rouge, est couverte de squames minces de la couleur du son, avec lequel on les confond facilement. La desquamation occupe toute la peau, elle est très abondante; chaque jour on en ramasse, dans le lit du malade, une ou deux poignées et quelquefois plus. Nous avons une boîte pleine de ces productions épithéliales.

Il est à remarquer que les bords libres des paupières sont rouges aussi, ce qui donne à la figure un aspect particulier.

Nous observons aussi la desquamation à la paume des mains, et à la plante des pieds où elle forme des couches épaisses, de coloration jaunâtre.

Les ongles des orteils et des doigts des mains sont aussi altérés; cette altération consiste dans leur épaississement et dans leur aspect strié de lignes blanc jaunâtre, qui deviennent d'un jaune luisant au bord libre des ongles. Les stries vont du bord libre jusqu'à la moitié des ongles. A la portion libre des ongles, dépassant le bout des doigts, on peut aisément constater l'épaississement et la coloration jaunâtre. Sous les ongles on voit le lit de ces productions épidermiques rouge comme le reste du corps.

La peau en général, surtout sur le tronc, est chaude au toucher et mince.

Lorsqu'on regarde les doigts des mains on est frappé de la déformation de quelques-uns d'entre eux; on remarque leur état atrophique et leur diminution de volume. L'indicateur et l'annulaire tant de la main droite que de la main gauche, sont principalement atrophiés et amincis. Les indicateurs présentent symétriquement une courbure en *S* italique; la peau est amincie, luisante, rose, comme si la couche cornée de l'épiderme faisait défaut. Les annulaires commencent aussi à se déformer symétriquement en forme d'*S*. La peau est amincie, rose luisante à la deuxième phalange des doigts mentionnés.

Le sujet dit avoir beaucoup maigri depuis qu'il est malade; nous le trouvons cependant encore assez fort. Il se plaint de quelques démangeaisons et de frissons : néanmoins il dort assez bien la nuit, mais éprouve de la difficulté à se retourner dans son lit, et lorsqu'il néglige les onctions avec des corps gras, se sent fort géné, car la peau devient très sèche, et il a la sensation d'être serré.

Les organes des sens sont intacts; cependant, lorsque la desquamation accumule ses résidus à l'entrée du conduit auditif, il a l'ouïe un peu dure, dit-il, mais nous ne nous en apercevons pas.

Le système lymphatique visible est normal.

Les organes thoraciques et abdominaux sont en bon état; le cœur fonctionne bien, comme les autres viscères.

Le malade se plaint de ressentir de petits frissons lorsqu'il fait froid.

Comme nous l'avons dit, il n'y a pas un point de la peau qui soit sain; tout le tégument présente la même altération, avec les différences que nous avons indiquées.

Pendant tout le séjour du malade à l'hôpital, la paume des mains

et la plante des pieds ont été couvertes de productions squameuses épaisses, jaunâtres, formant, surtout aux pieds, un dépôt considérable.

Dès son entrée à l'hôpital, on fait prendre un bain au malade, et chaque jour on lui fait des onctions avec de l'huile de foie de morue qui le soulagent beaucoup. Je prescris à l'intérieur des pilules avec de l'acide phénique et j'augmente graduellement la dose : il arrive à en prendre chaque jour, au moment des repas, 1 gr. 25 centigr., sans troubles gastriques ou autres. Il suit ce traitement externe et interne pendant trois mois : l'état général était bon, l'appétit excellent; il dormait bien, se plaignait quelquefois d'avoir froid, mais il n'avait presque pas de démangeaison, et, en somme, la maladie se réduisait à la teinte rouge des téguments externes, et à la desquamation continuelle et furfuracée déjà décrite. Après le bain, la rougeur devenait toujours plus intense.

Nous avons pris de temps en temps la température tant axillaire que de plusieurs autres régions, et nous n'avons jamais constaté un état fébrile appréciable.

Les urines examinées ont donné les résultats suivants : quantité, 1950 centimètres cubes, réaction acide; densité, 1,013; on trouve des cristaux d'acide urique en petite quantité, et comparativement une exagération d'urée, puisqu'au lieu de 23 grammes par litre en vingt-quatre heures, on en trouve 45 grammes.

Nous abandonnons l'acide phénique et nous prescrivons la liqueur de Fowler, que nous poussons graduellement jusqu'à 18 gouttes par jour. Le malade transpire fort peu et rarement, mais les injections de chlorhydrate de pilocarpine (0 gr. 02 centigr.) le font transpirer suffisamment.

Pendant tout son séjour à l'hôpital, il a pris de deux à trois bains par semaine, tantôt avec du carbonate de soude, tantôt avec de l'amidon. De plus nous avions ajouté à l'huile de foie de morue qui servait aux onctions 2 p. 100 d'acide salicylique : nous obtînmes alors une desquamation moins intense.

Un matin, en avril, l'épaisse couche épidermique du talon droit s'enlève d'une seule pièce : elle a 1 centimètre d'épaisseur et la grandeur de la moitié de la partie postéro-inférieure de la plante du pied; même chose quelques jours après au talon gauche.

Je fais cesser la médication arsenicale et j'administre de l'ichtyol

à l'intérieur (le malade arrive à en prendre 1 gramme en vingt-quatre heures, en pilules de 0 gr. 10 centigr.), et de la résorcine avec de la vaseline 10 p. 100 en onctions sur tout le corps. N'ayant obtenu qu'un soulagement momentané, comme du reste après toute autre application de corps gras, je suspens aussi ce traitement et j'emploie partiellement, sur un membre de la vaseline avec du sublimé, sur un autre de l'acide pyrogallique, et sur un troisième enfin de la chrysarobine. Nous n'obtenons ainsi aucun résultat sensible. Pendant les derniers temps de son séjour à l'hôpital, le malade a été soumis à la diète lactée.

Voyant qu'il ne guérit pas et que les onctions seules de substances grasses le soulagent, il désire rentrer chez lui et sort de l'hôpital le 9 juillet 1887, c'est-à-dire après neuf mois de séjour.

Nous avons employé tout ce qui pouvait être administré dans une pareille dermatose : nous n'avons obtenu qu'une amélioration de l'état général, une desquamation moindre et la disparition presque totale du peu de démangeaison qu'avait le malade, c'est-à-dire un fort petit résultat, comme dans tous les cas types de pityriasis rubra de Hebra.

Nous disons cas type , car les nouveaux cas publiés par le D[r] Walter Fell (in *British Medical Journal*, 29 mai 1886, p. 1019); par le D[r] Morrow (in *New-York Dermatological Society*, 27 avril 1886); par le D[r] W-A. Hardaway (in *Journal of Cutaneous and Venereal Diseases*, novembre 1886, p. 350), ne peuvent être considérés comme types de cette dermatose.

Nous avons pris deux petits fragments de peau pour l'examen microscopique : l'un à la partie moyenne et externe de la jambe droite; et, après cinq mois, le deuxième fragment fut pris au bras droit, à sa partie externe. Le fragment de la jambe était rouge, squameux et plus aminci que celui du bras.

Le fragment de peau pris à la jambe ayant été durci dans l'alcool et la gomme, on fit des coupes, qui colorées par le picro-carminate de Ranvier présentaient les lésions suivantes : la couche cornée (fig. 4, c.) est mince de 0,06 de diamètre, elle se détache par places. Dans cette couche, on observe, à un fort grossissement, de fines lignes rouges à direction transversale correspondant aux noyaux des cellules respectives. Au-dessous de cette couche, on constate une autre couche discontinue d'éléidine qui est plus prononcée du côté des prolongements papillaires, et des conduits excréteurs des

glandes sudoripares; ici, on trouve par place une épaisseur de trois à quatre cellules d'éléidine.

La couche de Malpighi jusqu'aux sommets des papilles a 0,08 de diamètre et la longueur moyenne de ces papilles est de 0,28; la couche allant de la base de ces papilles jusqu'aux vaisseaux dermiques mesure 0,08; l'épaisseur moyenne de la paroi des vaisseaux dans cette région est de 0,01 de diamètre.

Le réseau de Malpighi ne paraît pas trop altéré; les papilles sont d'une longueur normale, mais elles sont en général amincies. Cette minceur semble provenir d'une atrophie extrême, sclérotique, uniforme des parois des vaisseaux et du tissu conjonctif des papilles. A la base des papilles, on voit en effet toujours des vaisseaux à parois très épaissies, avec une lumière très étroite ou même oblitérée (fig. 4, v). Les parois de ces vaisseaux ont un aspect uniforme, brillant, elles sont entourées d'une masse de fines granulations réfringentes et graisseuses. Autour de ces vaisseaux, on trouve beaucoup de tissu élastique. Les fibres conjonctives de cette région sont épaissies, sclérotiques, et il y a aussi quelques vaisseaux artériels qui, par l'hypertrophie de leur paroi, font l'effet de vaisseaux plus volumineux, comme on n'en trouve pas dans cette région. Ces vaisseaux sont entourés d'une zone épaisse de granulations brillantes et incolores. Les vaisseaux dermiques font une couche continue, parallèle à la base des papilles; ces vaisseaux ont les parois hypertrophiées, et le calibre en est ou oblitéré ou rétréci et, comme pour les vaisseaux de la couche précédente, nous trouvons également ici qu'ils sont entourés de granulations graisseuses et de beaucoup de tissu élastique.

Tous ces vaisseaux sont en outre caractérisés par leur rigidité, par leur manque d'ondulations comme en présentent les vaisseaux à l'état normal, surtout dans cette région. Dans la couche profonde du derme les fibres conjonctives sont épaissies, uniformes, colorées en rouge foncé et contiennent des faisceaux épais de muscles lisses qui traversent cette couche. Les altérations des vaisseaux sont es mêmes ici que dans la couche précédente et on observe en outre un état granuleux des parois mêmes des vaisseaux.

Dans quelques coupes de ce fragment de peau, on voit par-ci par-là la section des conduits excréteurs des glandes sudoripares, et un follicule pileux qui ne présente pas d'ailleurs de lésions très manifestes.

La lumière de ces canaux glandulaires est dans quelques endroits oblitérée par une prolifération des cellules glandulaires qui appartiennent à ces canalicules.

Dans quelques coupes, on observe surtout aux sommets des papilles, une accumulation de cellules embryonnaires, mais dont les noyaux ne se colorent plus : on y voit encore une sclérose du tissu qui suit la limite inférieure de l'épiderme, bien prononcée et localisée, caractérisée par un état tout à fait uniforme du tissu de cette région. Cette couche, qu'on pourrait dire limitante, suit les bords de l'épiderme et les côtés des papilles (fig. 4, L).

Dans le fragment de peau pris au bras qui a été traité par le mélange de chlorure d'or et d'acide formique préalablement bouilli, puis refroidi [1], puis durci dans l'alcool absolu et coloré par le picro-carmin de Ranvier, les lésions sont encore plus prononcées. Du reste, ce fragment a été enlevé quatre mois après le premier; aussi on trouve une hyperplasie inégale, lobuleuse de la couche cornée qui d'ailleurs présente partout une kératinisation imparfaite, de sorte qu'elle se colore en rose par le picro-carmin, au lieu de se colorer en jaune; de plus elle présente des noyaux assez volumineux; on peut même distinguer dans cette couche les limites de chaque cellule. Cette couche a 0,2 de diamètre. Sous cette couche, on voit une couche bien colorée, dont les cellules sont un peu aplaties, et avec le noyau brillant et peu coloré. Ensuite, on voit la couche granuleuse avec une épaisseur inégale avec peu d'éléidine. Cette couche est colorée en rouge foncé, presque noir par l'action de l'or. Par places une partie de la couche kératinisée se détache et, entre la partie détachée et la partie adhérente, on trouve une couche uniforme plus ou moins épaisse colorée en rose pâle.

La couche de Malpighi est épaisse, elle présente de six à dix rangées de cellules jusqu'aux sommets des papilles. La denticulation des cellules épineuses est très prononcée par places. La longueur des prolongements papillaires est de 0,25 en moyenne. Les sommets des papilles ne sont pas bien nets, et on constate un plus ou moins grand nombre de cellules migratrices, entre les cellules épithéliales qui limitent les sommets de ces papilles. Par la coloration de l'or, on réussit à mettre en évidence un réseau dense de cel-

1. Ranvier, *Traité technique d'histologie*, p. 900.

lules stellaires avec de longs prolongements qui se prolongent dans le réseau entre les cellules mêmes (fig. 2, *c*). De même, dans la couche de Malpighi, il y a surtout autour des papilles un grand nombre de ces cellules. On en trouve aussi dans la gaine externe du follicule pileux. Parfois on constate une communication entre les prolongements de ces différentes cellules. Chaque cellule possède un corps assez volumineux avec noyau allongé qui est moins coloré par l'or que le reste de la cellule.

Le sommet des papilles est plus épais que la base et renferme, dans les espaces du réseau formé par la grande masse des cellules stellaires colorées par l'or, d'autres cellules embryonnaires.

Il y a une série continuelle de ces cellules à longs prolongements noircies par l'or qui bordent la papille, et dont les prolongements communiquent entre eux et avec les cellules stellaires du centre de la papille. Ces dernières cellules se trouvent toujours en contact intime avec l'anse vasculaire de la papille. Cette anse montre dans plusieurs papilles un épaississement uniforme de ses parois, formées parfois, en apparence, par une série de cellules fusiformes. Dans beaucoup d'endroits, les vaisseaux sont oblitérés par une substance homogène colorée en rouge.

Le tissu superficiel du derme est formé par un réseau assez dense de cellules stellaires qui sont en rapport avec les réseaux hyperplasiques de l'intérieur des papilles.

Dans cette couche, on voit un grand nombre de fibres élastiques qui sont en rapport avec ces cellules stellaires. La couche superficielle de vaisseaux présente un épaississement considérable de leurs parois, déterminé par une prolifération de cellules fixes dans leurs parois en même temps que par une hypertrophie de leur tissu conjonctif, de sorte qu'il en résulte une hypertrophie concentrique de cette paroi. Dans ces mêmes endroits on trouve quelques artères remplies de matière hyaline et les groupes de ces vaisseaux sont caractérisés par une grande masse de cellules embryonnaires, qui se trouvent entre leurs anses (fig. 3, *e*). Ces cellules sont toujours mononucléaires, rondes ou un peu allongées, et se trouvent en plus grand nombre autour des vaisseaux. Quelques veines à côté du paquet artériel offrent au contraire une paroi très mince, et dans leur intérieur il y a des masses hyalines attachées aux parois, et d'autres globes granuleux de grandeurs différentes, plus grands ou plus petits que les globules rouges du sang, d'une couleur jaune

foncée. Le tissu conjonctif du derme est sclérosé; entre ses fibres épaisses il y a une grande masse de fibres élastiques et les cellules fixes sont gonflées.

Çà et là, on trouve de petites masses de pigment jaune.

Toujours dans cette couche, on est étonné de voir un grand nombre de faisceaux de muscles lisses qui se prolongent, par des fibres élastiques épaisses, jusque dans les prolongements papillaires (fig. 1, *m. l.*).

La couche profonde du derme offre un gonflement œdémateux de ses fibres conjonctives qui sont à peine colorées; les limites des fibres conjonctives se distinguent surtout par les cellules fixes et les fibres élastiques qui sont en très grand nombre. Ici, on trouve surtout une grande masse de faisceaux de muscles lisses, spécialement autour des glandes sudoripares, ou bien auprès des follicules pileux. Ces derniers se présentent en assez grand nombre, et sont modifiés de la manière suivante :

Dans la couche superficielle de l'épiderme, le poil est entouré d'une espèce d'entonnoir formé par des couches très épaisses demi-kératinisées. Le follicule pileux est atrophié, mince. Dans la gaine externe on voit un assez grand nombre de cellules stellaires noircies par l'or. Autour de cette gaine, le tissu du derme est en partie sclérosé, et auprès de la papille du poil, à la place où on trouve d'ordinaire une glande sébacée, il y a un groupe de cellules graisseuses, comme si elles appartenaient au tissu adipeux; mais il n'y a pas trace de glande sébacée (fig. 5, *g*).

Les glandes sudoripares sont tapissées de cellules épithéliales granuleuses, et la lumière des conduits est souvent remplie de masses hyalines. Dans le paquet de la glande le tissu conjonctif renferme beaucoup de cellules embryonnaires et le paquet est souvent entouré par des masses de muscles lisses.

Dans le tissu sous-cutané, on voit encore un épaississement homogène des parois des vaisseaux et çà et là une oblitération de leur cavité par des masses hyalines; on y constate de même un plus grand nombre d'éléments embryonnaires qu'à l'état normal.

La figure V montre un ensemble des lésions décrites. En outre, on voit dans cette préparation que les couches superficielles de l'épiderme sont détachées (*c*); les cellules de la couche de Malpighi (*m*) sont plus homogènes, moins colorées et leur noyau moins visible.

Comme résumé, nous pouvons donc affirmer que nous avons trouvé certaines lésions qu'ont signalées nos prédécesseurs. Mais nous pouvons encore ajouter plusieurs faits qui ne sont pas sans intérêt pour l'explication des phénomènes observés chez notre malade.

Ainsi, il faut donner une certaine importance à l'irrégularité de la kératinisation, par laquelle, d'une part, la couche cornée reste dans un contact plus intime avec les couches profondes; comme en raison du même processus la partie supérieure de la couche de Malpighi devient moins résistante, on peut expliquer la facilité avec laquelle, en même temps que la desquamation, se produisent des lésions plus profondes.

Peut-être que le même processus est la cause de la formation d'un entonnoir à la partie libre du poil, ce qui peut faciliter d'une manière singulière la chute des poils.

Nous avons pu constater, comme on l'a vu, la présence d'une masse assez grande d'éléidine. Enfin la couche papillaire n'était pas aplatie, mais les papilles mêmes étaient le siège de lésions bien prononcées.

D'avance, il semble que le grand nombre des cellules, et le volume considérable des cellules ramifiées également très nombreuses, qui se trouvaient dans les couches épithéliales, plaident pour une irritation des éléments fixes de cette région. Sans entrer en discussion sur la signification de ces éléments (colorés en noir), il nous semble hasardé d'attribuer la nature nerveuse à ces éléments, qui s'y montrent toujours en nombre très considérable à la suite d'une irritation chronique.

Il nous semble beaucoup plus probable que ces cellules soient identiques avec ce qu'un de nous (Babes), en même temps qu'Aeby, a constaté, comme un élément normal de la couche de Malpighi; elles sont probablement analogues aux cellules fixes du tissu conjonctif, qui dans la peau du Nègre renferment du pigment, et qui sont toujours en communication avec les cellules fixes de la papille et de la couche superficielle du derme.

La lésion la plus essentielle semble exister dans les papilles mêmes. En outre de l'hyperplasie des cellules mentionnées, il y a dans un état moins avancé des lésions, une prolifération des cellules rondes à l'intérieur de papilles, autour des vaisseaux et dans leurs parois. De même on doit remarquer la prolifération con-

sidérable des cellules le long des vaisseaux du derme. Un autre groupe de lésions est assurément la conséquence de ces phénomènes inflammatoires; ainsi la sclérose des papilles et surtout de leurs vaisseaux, et la formation d'une couche sclérotique comparable à une membrane basale sclérosée glandulaire, qui existe d'une manière très nette dans nos préparations à la limite inférieure de l'épiderme (voir la planche).

Au même groupe de lésions appartiennent la sclérose et l'oblitération de l'appareil vasculaire entier du derme, avec dégénérescence granulo-graisseuse du tissu voisin. En même temps que les fibres conjonctives du derme sont hypertrophiées, et le tissu élastique augmenté, on trouve une hypertrophie considérable des fibres musculaires lisses.

Les glandes de la peau sont au contraire atrophiées sous l'influence de l'inflammation, dont les traces sont encore reconnaissables. Nous n'avons pas trouvé de glandes sébacées, mais à leurs places il y avait toujours un tissu adipeux vrai. Comme dans cette région il n'y a pas de tissu adipeux à l'état normal, il nous semble certain que ce tissu graisseux s'est formé à la place des glandes atrophiées, qui ont disparu complètement.

L'hypertrophie des muscles de la peau s'explique peut-être par un excès de leur action pour maintenir les fonctions de la peau compromises par les lésions observées.

Quoique les préparations examinées par nous ne nous missent pas à même de faire des recherches sur l'étiologie de la maladie, chose qui nous a toujours préoccupés, comme nous n'avons pas d'autre part trouvé de lésions essentielles des nerfs comparables à celles qu'on trouve dans les lésions de nature nerveuse de la peau, nous croyons qu'une recherche tendant à découvrir un agent virulent dans la maladie qui nous occupe, ne serait pas sans quelque chance de réussite.

Explication de la planche III.

Fig. I. — Coupe transversale de la peau du bras dans le pityriasis rubra; *p*, poil entouré de masses demi-cornifiées sous forme d'un entonnoir; *c*, couche cornée demi-cornifiée épaissie; *m*, réseau de Malpighi détaché et qui se continue sans limite bien marquée dans la couche superficielle; *pp*, sommet des papilles épaissi rempli de cellules embryonnaires; *d*, derme avec du tissu embryonnaire autour des vaisseaux et avec des muscles lisses hypertrophiés, *ml*.

Fig. II. — Une partie de la même peau traitée par le chlorure d'or et ensuite par le picrocarminate, avec faible grossissement; *C'*, couche cornée : *m*, couche de Malpighi; *p*, papilles; *c*, cellules noires avec prolongements; *d*, derme montrant un réseau noir en communication avec le réseau cellulaire de la papille et de la couche de Malpighi.

Fig. III. — Paquet de vaisseaux superficiels; *a*, petites artères avec épaississement et état embryonnaire de leurs parois; *a'*, petite artère oblitérée. Entre les vaisseaux, il existe des cellules embryonnaires *c*, qui laissent entre elles des fentes lymphatiques; *v*, petite veine avec des masses hyalines et pigmentaires dans sa lumière; *f*, fibres conjonctives gonflées; *c*, cellules fixes entre les fibres qui servent de point de départ à un réseau abondant de fibres élastiques.

Fig. IV. — Coupe d'une autre partie de la peau (jambe) enlevée quatre mois après; *c'*, couche cornée à moitié détachée; *e*, éléidine surtout correspondant au prolongement inter-papillaire; *p*, papilles atrophiques; *l*, couche sclérosée limitant le bord de la couche épithéliale; *v'*, sclérose des vaisseaux à la base des papilles; *v*, couche vasculaire sclérotique; *p*, couche profonde avec fibres sclérotiques et tissu élastique augmenté.

Fig. V. — Coupe de la peau du bras au niveau d'un follicule à un faible grossissement. coloration avec chlorure d'or et picro-carminate; *fp*, follicule pileux. *C*, couche cornée ; *m*, réseau de Malpighi détaché; *pp*, papilles; *d*, derme infiltré de cellules; *d''*, couche plus profonde aux fibres gonflées œdémateuses; *ml*, muscles lisses; *g*, tissu graisseux à la place de la glande sébacée; *s*, glande sudoripare; *ce*, conduit de la glande.

ANALYSES ET EXTRAITS

DE TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

A propos de bactériologie [1].

Parmi les innombrables travaux que font naître les recherches bactériologiques, il n'est pas sans intérêt de relever de temps à autre ceux qui, émanant d'observateurs jouissant d'une autorité incontestée, semblent peu à peu modifier profondément la doctrine pastorienne primitive, à savoir que telles maladies reconnaissent pour cause étiologique exclusive la présence d'un végétal spécifiquement distinct sinon par ses caractères morphologiques, du moins par ses propriétés physiologiques. On n'a peut-être pas assez fait ressortir combien la doctrine pastorienne était par cet énoncé seul en contradiction avec ce grand fait anatomique, que la morphologie des êtres vivants est fonction de leur constitution moléculaire, et que deux espèces ayant des propriétés foncièrement distinctes, ou en d'autres termes, constituées de principes immédiats différents et agissant par suite différemment les uns sur les autres et sur le milieu ambiant, doivent forcément présenter des formes qui s'éloignent sensiblement l'une de l'autre. Or, ce n'est pas le cas pour la plupart des saprophytes indiqués comme agents spécifiques des affections les plus disparates.

Mais contre cette objection de principe qui n'a en fin de compte que la valeur que peut lui donner un fait reconnu jusqu'ici comme général, nous voyons chaque jour surgir des difficultés nouvelles aux interprétations nosologiques autrefois données, ou même à celles de date plus récente qui se sont déjà substituées à la doctrine primitive de l'action directe du saprophyte sur l'économie, et se bornent à faire entrer en jeu ses excreta.

Dans la séance de la Société de Biologie du 27 juillet dernier, M. Chauveau, rappelant une communication de M. Courmont à l'Académie des Sciences (Sur une nouvelle tuberculose bacillaire d'origine bovine, Comptes rendus, 22 juillet 1889), signale cette particularité nouvelle qu'ayant fait passer le bouillon de culture d'un bacille nocif sur le filtre de porcelaine et ayant injecté le filtrat à des animaux, ceux-ci, loin de subir une tendance à la vaccination, avaient acquis une réceptivité plus grande pour le bacille de la culture non filtrée.

1. Avons-nous besoin de dire qu'en présentant ici, comme nous l'avons déjà fait, quelques vues toutes personnelles sur les doctrines médicales qui ont cours aujourd'hui, et l'évolution inéluctable qu'elles subissent comme toute doctrine physique, nous croyons encore payer de cette manière un tribut d'admiration et de respect au plus grand homme de science de la seconde moitié du siècle, à celui dont les travaux ont donné à la Biologie un élan sans précédent.

M. Duclaux, à ce propos, rappela que la réceptivité était évidemment subordonnée à de nombreuses variations qui pouvaient résulter pour un individu donné, même simplement de l'état de digestion, par exemple, ou de non-digestion; il ajoutait que dans le cas signalé par M. Chauveau on pouvait supposer que l'injection du filtrat avait peut-être provoqué dans l'économie un état moléculaire favorable au développement du bacille.

Voilà longtemps déjà que nous avons fait observer, pour notre part, combien cette théorie d'une réceptivité variable de l'organisme-terrain était en contradiction formelle avec l'ancienne donnée pastorienne des saprophytes spécifiques; combien elle était en opposition avec tout ce que l'on sait des relations des êtres vivants et de leurs milieux. Il faudrait admettre, en effet, que le développement et la multiplication d'un végétal puissent être entravés par les plus faibles écarts imaginables de composition du terrain où il a été ensemencé, par d'aussi faibles écarts que ceux qui résultent des états de digestion ou de jeûne, de sommeil ou de veille, de repos d'esprit ou d'activité cérébrale, car il n'y a aucune raison de ne point aller jusque-là. On peut, à juste raison, se demander comment un végétal qu'on parvient à propager dans les milieux de culture les plus différents sera entravé dans son développement, et entravé pour toujours par les simples modifications horaires que présentent les organismes supérieurs. C'est au contraire la loi que tout être vivant se prête, en vertu même de son activité propre, à une certaine élasticité des conditions de milieu permettant son développement.

La même objection n'existe plus avec la théorie des virus telle que l'avait autrefois formulée Ch. Robin. Partant de cette notion que la maladie est essentiellement un trouble du mouvement moléculaire vital, il est facile d'admettre que ce trouble peut dériver du contact d'une parcelle de substance organique offrant déjà une modification moléculaire déterminée et susceptible de se transmettre de proche en proche à tout ou partie d'un organisme avec lequel cette parcelle se trouve en contact. C'est là évidemment une vue hypothétique, mais qui du moins semble plus en rapport avec les faits observés que cette autre hypothèse de la spécificité morbide de saprophytes qu'on est réduit à caractériser par des effets sur l'économie eux-mêmes fort incertains. Dans l'hypothèse de la virulence telle qu'elle a été formulée par Ch. Robin, la réceptivité se trouve restreinte par la limite même des conditions étroites et nécessaires tout à la fois, dans lesquelles le mouvement moléculaire vital peut être troublé par l'action de la parcelle de substance nocive portée au contact de l'organisme. La réceptivité reste toujours aussi mystérieuse, mais seulement en raison de notre ignorance sur la nature et la complication du mouvement moléculaire vital, tandis que dans la doctrine qui fait reposer la contagion sur l'évolution, le développement et la multiplication d'une espèce végétale, on ne comprend plus que des terrains aussi peu dissemblables que le corps de deux animaux supérieurs de la même espèce ne présentent point uniformément les mêmes conditions de réceptivité, comme les présentent deux champs voisins pour une même graine.

Chaque jour, il semble qu'on incline davantage vers cette notion que l'or-

ganisme a, si l'on veut nous permettre cette expression, plus de responsabilité dans la virulence que le végétal lui-même, qui semble de plus en plus réduit au rôle de véhicule. — C'est ainsi que toutes les tentatives faites avec la souris pour arriver à l'atténuation de l'action des virus auraient, dit-on, échoué et même donné des résultats contraires à ceux que l'on recherchait. C'est encore ainsi qu'on en arrive maintenant dans les laboratoires à distinguer les virus, non plus uniquement par le saprophyte, mais par l'espèce animale sur laquelle le virus en question agit : on désignera celui-ci comme tuant le cobaye en tant d'heures, celui-là comme actif sur le lapin... Faut-il répéter que cela encore est contradictoire des données primitives de la doctrine pastorienne qui faisait du saprophyte non pas le véhicule d'un agent nocif, mais l'agent lui-même essentiel et direct de la maladie chez l'hôte où il se développe?

Enfin il semble qu'un pas nouveau vienne encore d'être fait dans cette voie où la bactériologie se trouve aujourd'hui engagée. MM. A. Rodet et G. Roux, dans une série de recherches dont M. Chauveau a fait ressortir l'importance (*Province médicale*, 30 nov. 1889, *Lyon médical*, 15 déc. 1889; Soc. de Biologie, 15 février), tendent à éliminer des listes botaniques le Bacillus typhosus d'Eberth et à ne voir dans celui-ci qu'une forme du B. coli dont l'innocuité est manifeste. Le bacille d'Eberth ne serait d'après ces auteurs qu'une variété morphologique du bacille qui habite le côlon et qui est rejeté en abondance avec les excréments. Ceci résulterait d'une part de l'examen comparatif des selles et du sang de la rate des malades atteints de fièvre typhoïde; d'autre part, de l'étude attentive des caractères morphologiques de ces saprophytes, le B. coli pouvant, dans nombre de circonstances, revêtir ceux de B. typhosus. MM. A. Rodet et G. Roux disent, comme « dernière conclusion, que si le B. coli a besoin sans doute d'accroître son « activité pour engendrer la fièvre typhoïde, il faut admettre qu'il subit « dans l'intimité de l'organisme, sous l'influence des actes destructeurs de « celui-ci, une altération qui le fait passer à l'état de microbe malade, et « c'est alors qu'il se présente sous le type de B. d'Eberth. »

Sans insister davantage sur des vues nouvelles qui pourront peut-être se modifier et s'accentuer encore, nous voulons seulement faire remarquer ici que la conclusion à laquelle arrivent MM. A. Rodet et G. Roux est précisément celle à laquelle Ch. Robin était arrivé à la fin de sa vie et qu'il a nettement formulée en diverses places : à savoir que les saprophytes pathogènes spécifiques n'existent point et que s'ils pouvaient en certains cas devenir le véhicule de maladies déterminées, c'était seulement après les avoir empruntées à l'organisme malade ou ailleurs, contractées en quelque sorte, pour les transmettre à leur tour dès qu'ils se trouveront non pas dans un milieu où le saprophyte puisse se développer, mais dans un milieu apte à présenter la même modification morbide. G. P.

Le Propriétaire-Gérant :
Félix ALCAN.

Coulommiers. — Imp. P. BRODARD et GALLOIS.

LA CLAVICULE ET SES ARTICULATIONS

BOURSES SÉREUSES DES LIGAMENTS COSTO-CLAVICULAIRE TRAPÉZOÏDE ET CONOÏDE

Par Paul POIRIER,
Professeur agrégé à la Faculté, Chef des travaux anatomiques,
Chirurgien des hôpitaux de Paris.

Clavicule.

Clavicule. — La clavicule parait devoir son nom à sa forme comparée par les anciens à celle d'une petite clef (clavicula). Placée latéralement à la partie antérieure et supérieure du thorax, elle complète en avant la ceinture thoracique à laquelle est attaché le membre de même nom.

Direction. — La direction de la clavicule est à peu près horizontale; quelquefois son extrémité externe s'abaisse, par exemple chez les femmes dont les épaules sont tombantes; plus souvent elle se relève un peu au-dessus de l'horizontale, comme on le voit chez certains individus très musclés (la longueur *apparente* du cou est alors diminuée, mais sa longueur réelle ne varie guère). — Horizontale, ou à peu près, dans le sens transversal la clavicule est très obliquement dirigée d'avant en arrière et de dedans en dehors. Son extrémité interne ou antérieure s'appuie sur l'encoche sterno-costale, l'externe ou postérieure repose sur l'acromion. Ainsi jetée à la façon d'un pont ou d'un arc boutant du sternum au moignon de l'épaule, la clavicule dessine sous la peau la saillie en forme allongée de sa face supérieure, tandis que par sa face inférieure elle entre en rapport successivement et de dedans en dehors avec la première côte, le premier espace intercostal, la seconde côte et l'apophyse coracoïde : d'ordinaire elle reste à une distance plus ou moins grande de ces parties, mais elle peut aussi entrer en contact

avec certaines d'entre elles (1re côte, apophyse coracoïde); de là des variations dans les détails de son ostéologie.

La clavicule est un os *allongé*, rappelant les os longs par sa forme et s'éloignant d'eux par certains détails de structure et de développement. Sa forme est difficile à définir; je ne connais pas d'os qui se ressemble plus rarement à lui-même; il faut étudier et comparer vingt clavicules pour arriver à déterminer un type. — Sa forme varie d'ailleurs sur les divers points de son étendue : nettement aplatie de haut en bas dans sa partie externe, la clavicule

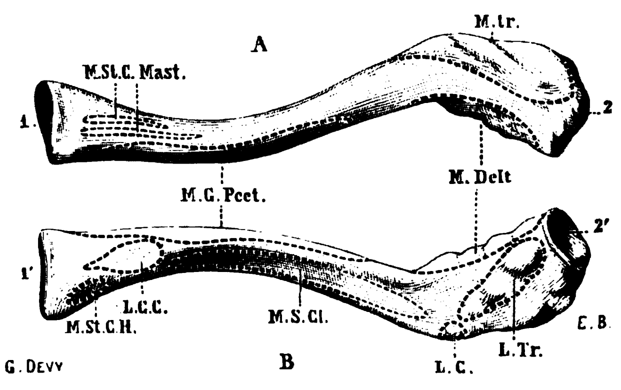


Fig. 1. — A et B.

A, Clavicule, face supérieure; — B, Clavicule, face inférieure; — M. St. C. Mast., Empreintes parallèles d'insertion des deux plans du muscle sterno-cléido-mastoïdien; — M. St. C. H., Empreinte d'insertion du faisceau claviculaire du muscle sterno-cléido-hyoïdien; — L. C.C., Empreinte d'insertion du ligament costo-claviculaire; — 2, Extrémité acromiale; — 2', Facette acromiale, visible seulement lorsqu'on regarde la clavicule par sa face inférieure; — L. C., Empreinte d'insertion du ligament conoïde; — L. Tr., Empreinte d'insertion du ligament trapézoïde.

s'arrondit pour devenir prismatique et triangulaire dans sa moitié interne.

On décrit d'ordinaire à la clavicule : deux faces, deux bords, et deux extrémités; pour trouver et suivre les faces et les bords il faut partir de l'extrémité externe de l'os où cette division en deux faces est bien accentuée.

Face supérieure (cervicale). — Large, plate et rugueuse dans le tiers externe de l'os, elle devient étroite, lisse et convexe d'avant en arrière sur ses deux tiers internes.

Dans sa partie moyenne, lisse, cette face répond au peaucier et à la peau. Ses extrémités portent l'empreinte des muscles auxquels elles donnent insertion, à savoir : en dedans deux légères séries de

rugosités, trop souvent disparues sous le racloir du préparateur, pour l'insertion du muscle sterno-cléido-mastoïdien; en dehors, sur le tiers externe de l'os, l'encoche rugueuse large de 3 à 6 millimètres qui donne insertion au faisceau claviculaire du deltoïde, et, en arrière de celle-ci, des stries rugueuses, parallèles qui marquent l'insertion du faisceau claviculaire du trapèze. Ces deux surfaces d'insertion, rarement contiguës, sont séparées d'ordinaire par un intervalle dont la largeur varie de 1 à 5 millimètres; la myologie apprend que les deux muscles, qui appartiennent à un même groupe, peuvent se continuer directement au-dessus de la clavicule, et les dissections montrent assez souvent des intersections aponévrotiques et de petits faisceaux musculaires allant de l'un à l'autre. L'étendue de ces insertions dans le sens transversal est également variable : la figure 1 donne le type moyen.

Face inférieure (costale ou thoracique). — Large en dehors, étroite en dedans, la face inférieure de la clavicule est creusée dans la partie moyenne d'une gouttière allongée suivant le grand axe de l'os, la *gouttière du muscle sous-clavier*. La profondeur de cette gouttière, en rapport avec le développement du muscle sous-clavier, est très variable; parfois, elle est à peine indiquée comme sur certaines clavicules féminines, arrondies; sa lèvre antérieure est assez bien marquée, la postérieure se confond insensiblement avec le bord postérieur de l'os. Le conduit nourricier de la clavicule, généralement unique, est d'ordinaire sous la gouttière et vers la lèvre postérieure de celle-ci; il s'enfonce très obliquement vers l'extrémité externe de l'os. En dedans de la gouttière sous-clavière, vers l'extrémité sternale de l'os, la face inférieure de la clavicule présente l'empreinte du ligament costo-claviculaire (L. C.C); cette empreinte offre des aspects variables : tantôt et le plus souvent, c'est une éminence rugueuse, ovalaire, à contour saillant; d'autres fois, c'est une fossette ovalaire; sur quelques clavicules elle est à peine marquée; ces différences d'aspect tiennent au développement inégal du ligament qui s'y insère et aussi à la façon employée pour détacher l'os et le préparer. — En dehors de la gouttière, vers l'extrémité acromiale de l'os, la face inférieure de la clavicule présente des rugosités toujours très marquées : ces rugosités commencent en arrière, sur le bord postérieur de l'os, par un gros tubercule (L. C.) qui donne insertion au ligament conoïde; de ce tubercule, elles se dirigent en dehors et en avant et prennent l'aspect d'une

surface rugueuse, large de 5 à 8 millimètres, présentant deux ou trois mamelons très saillants séparés par des dépressions; cette surface (L. Tr.) donne insertion au ligament trapézoïde.

Telle est d'ordinaire la face inférieure de la clavicule; anormalement, elle peut encore présenter deux facettes résultant du contact de la clavicule avec la première côte et l'apophyse coracoïde : la facette costale, peu marquée, se rencontre alors à côté de l'empreinte costo-claviculaire; la facette coracoïdienne se trouve en avant du tubercule du conoïde, elle peut être très saillante et prendre la forme d'une éminence arrondie à contour ovalaire.

Bord antérieur. — Il est mince, concave, rugueux et tranchant, dans son tiers externe, où il donne insertion au deltoïde, parfois l'une des rugosités, la plus interne, est beaucoup plus saillante que les autres; on lui donne le nom de tubercule deltoïdien; il devient convexe, très large et prend l'aspect d'une véritable face dans ses deux tiers internes martelés par l'insertion du grand pectoral.

Bord postérieur. — Divisé en deux parties inégales par la saillie toujours appréciable du tubercule conoïde, il est épais, convexe et rugueux dans sa partie externe qui donne insertion au faisceau claviculaire du trapèze; il devient large, concave et *remarquablement lisse* dans sa partie interne, que côtoient des vaisseaux sanguins.

Extrémité externe (acromiale, distale). — Elle comprend uniquement une facette assez lisse, moins lisse cependant que ne le sont en général les facettes articulaires sur le squelette, de forme elliptique, à grand diamètre antéro-postérieur : il faut remarquer que cette facette regarde en dehors, en bas et un peu en avant, qu'elle est taillée en biseau aux dépens de la face inférieure de l'os et qu'elle *repose* sur une facette semblable de l'acromion.

Extrémité interne (*sternale*, *proximale*). — Remarquable par son volume, cette extrémité est reçue dans une encoche sterno-chondrale, creusée sur les faces latérales de la poignée du sternum et complétée inférieurement par la face supérieure du premier cartilage costal; par son contour, très saillant et irrégulièrement triangulaire, elle déborde l'encoche sternale en avant, en arrière et surtout en haut; son angle postérieur s'enfonce profondément dans la cavité thoracique. L'extrémité interne de la clavicule n'est articulaire que dans la partie qui répond à l'encoche sterno-chondrale, c'est-à-dire dans la partie antérieure et inférieure; dans tout le reste de

son étendue elle présente des dépressions et des rugosités pour l'insertion des ligaments et du ménisque articulaire. La facette articulaire, qui se prolonge sur la face inférieure de l'os, est convexe transversalement et très légèrement concave d'avant en arrière. — Il est difficile et parfois impossible de voir ces détails sur un grand nombre de clavicules, dont l'épiphyse s'est détachée pendant la préparation; sur ces os, l'extrémité interne montre son tissu spongieux au fond d'une fosse limitée par un contour triangulaire très saillant.

Développement. — C'est la clavicule qui ouvre la période d'ossification du squelette; οστέον πρωτογεε, disaient les anciens anatomistes. Elle se développe par deux points d'ossification : un primitif et un secondaire ou complémentaire. — Le point primitif apparaît du trentième au trente-cinquième jour de la vie fœtale; il se développe avec une telle rapidité que l'os se trouve en quelque sorte envahi d'emblée, sur toute son étendue, par les sels calcaires. Le point osseux de la clavicule apparaît quelques jours (de 2 à 10) avant ceux de l'humérus et du fémur; comme il envahit l'os avec rapidité, la clavicule acquiert vite une longueur de 5 millimètres. Au deuxième mois de la vie fœtale la clavicule a déjà 7 millimètres de longueur; elle est alors plus longue que l'humérus et que le fémur; ce n'est que vers le milieu du troisième mois que ces os présenteront une longueur égale à celle de la clavicule. — Le point primitif forme, en s'étendant, tout le corps et l'extrémité externe de l'os.

Le point secondaire, ou complémentaire, se montre vers vingt à vingt-deux ans : c'est le dernier des points complémentaires des membres ; c'est aussi celui qui se soude le dernier; cette soudure s'effectue de vingt-deux à vingt-cinq ans. Le point secondaire apparaît au centre de la facette articulaire de l'extrémité sternale; il forme seulement une mince lamelle osseuse qui ferme et modèle l'extrémité sternale de la clavicule.

D'après Gegenbaur l'ébauche cartilagineuse de la clavicule ne se développerait qu'après l'apparition d'un premier point osseux formé aux dépens d'un tissu indifférent. Ce mode de développement, qui ne se représente dans aucun autre os de l'économie, est en rapport avec l'origine mixte de la clavicule des vertébrés supérieurs. En effet, chez les poissons, la clavicule est un os exclusivement cutané; chez les vertébrés supérieurs, le cartilage apparaît au fur et à mesure que la clavicule entre en articulation mobile avec d'autres parties du squelette.

Conformation intérieure. — Le corps de la clavicule est formé d'un cylindre remarquablement épais, de tissu compact renfermant un tissu spongieux, à larges aréoles ; la couche compacte s'accusait graduellement vers les extrémités, constituées essentiellement par du tissu spongieux, recouvert d'une mince couche de tissu compact. Vers le tiers moyen de l'os le tissu spongieux se raréfie, ses aréoles devenues plus grandes sont limitées par des lamelles ou trabécules plus épaisses : lorsque cette raréfaction est très accentuée la clavicule paraît creusée par un canal médullaire qui occupe son tiers moyen et n'a jamais plus de 3 à 5 centimètres de longueur.

Variétés. — La forme et les dimensions de la clavicule varient suivant les sexes, les individus et les professions. La clavicule de la femme est généralement plus grêle que celle de l'homme ; ses courbures sont moins accentuées ; sa longueur absolue est moindre. La profession a plus d'influence que le sexe sur la forme et la force de la clavicule : les femmes qui se livrent à des travaux pénibles ont des clavicules plus fortes et plus courbées que beaucoup d'hommes dont la vie s'est passée dans l'oisiveté manuelle. Hyrtl prétend faire le diagnostic de la profession d'après les caractères de la clavicule : c'est peut-être aller un peu loin et ne pas tenir assez compte des caractères reçus par hérédité. Toutefois il faut remarquer qu'une atrophie considérable de la clavicule a été notée après la désarticulation du bras (cas de Percy) : là comme dans le reste de l'économie, la fonction développe l'organe, tandis que la perte de la fonction l'atrophie.

La clavicule, appareil de perfectionnement surajouté à la ceinture thoracique, n'a point d'homotype dans la ceinture pelvienne.

Articulation sterno-claviculaire. — L'articulation sterno-claviculaire est une articulation par emboîtement réciproque ; elle présente deux surfaces articulaires qui ne se correspondent pas et un fibro-cartilage inter-articulaire qui rétablit la correspondance ; Sappey, Cruveilhier, Henle, etc., etc.

Telle est, dans ses traits essentiels, la description ordinaire de l'articulation sterno-claviculaire. Ce n'est pas sous cet aspect qu'elle m'est apparue au cours de dissections très nombreuses. Voici en quelques mots le résultat des constatations que j'ai faites : *l'articulation sterno-claviculaire est une articulation par emboîtement réciproque, dont les surfaces se correspondent parfaitement, et dans laquelle la présence d'un ménisque inter-articulaire n'est point explicable par*

la nécessité de rétablir une nouvelle correspondance (incongruence serait meilleur) qui n'existe pas.

Surfaces articulaires. — Du côté de la clavicule la facette articulaire qui empiète un peu sur la face inférieure de l'os est toujours nettement convexe dans le sens transverse et légèrement concave d'avant en arrière. La surface sterno-chondrale est nettement concave dans le sens transversal et très légèrement convexe d'avant en arrière. (J'ai disséqué une centaine d'articulations sterno-claviculaires pour arriver à définir d'une manière précise les courbures des surfaces articulaires.) L'étendue de ces surfaces est très variable

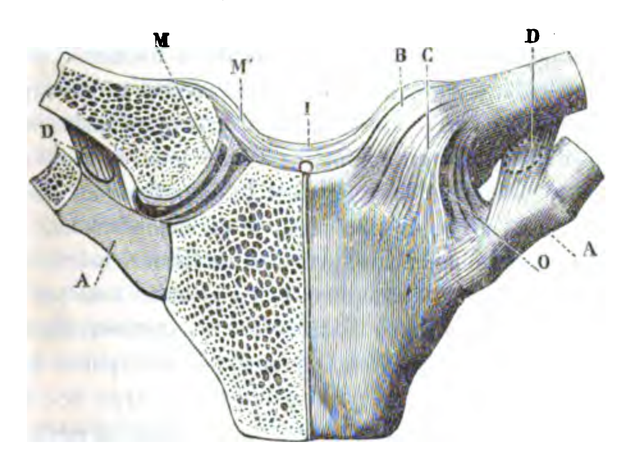


Fig. 2. — Articulation sterno-claviculaire.

A, Premier cartilage costal; — B, Ligament supérieur; — C, Ligament antérieur; — D, Ligament costo-claviculaire avec l'organe séreux qu'il renferme; — M, Ménisque; — M', Coupe du ligament supérieur auquel est attaché le ménisque; — I, Ligament inter-claviculaire; — O, Point dépourvu de fibres ligamenteuses par lequel se font les hernies synoviales (ganglions) de cette articulation.

et la convexité antéro-postérieure de la facette sternale, souvent à peine indiquée, peut même disparaître pour être remplacée par une surface plane; deux ou trois fois seulement je l'ai vue légèrement concave; la configuration ordinaire est donc celle que j'ai énoncée plus haut : concavité très prononcée dans le sens transversal, très légère convexité dans le sens antéro-postérieur.

Les surfaces articulaires en présence ne sont donc point, comme on le dit, concaves et convexes dans deux sens réciproquement perpendiculaires; au contraire, la convexité transversale de l'une (claviculaire) répond bien à la concavité transversale de l'autre (sternale) et la très légère concavité antéro-postérieure de la

première est bien en rapport avec la très légère convexité antéro-postérieure de la seconde. — Ainsi configurées ces surfaces représentent bien le type parfait de l'articulation par emboîtement réciproque, la convexité de l'une étant reçue dans l'ensellure de l'autre, et réciproquement.

Dans de telles conditions on est amené à se demander ce que vient faire dans cette articulation le fibro-cartilage inter-articulaire. Les anatomistes ont jusqu'ici expliqué sa présence par la nécessité de rétablir entre des surfaces articulaires inversement conformées le contact indispensable; or, nous venons de voir que la configuration des surfaces articulaires le rend tout à fait inutile à ce point de vue. La preuve en est d'ailleurs facile à donner : disséquez quelques articulations sterno-claviculaires, enlevez leur capsule et le ménisque. Vous verrez alors, en rapprochant les surfaces articulaires, qu'elles entrent en contact sur toute leur étendue et dans tous les sens. — Le ménisque serait-il là pour tenir un peu à distance les surfaces articulaires et donner de l'étendue aux mouvements? Non, assurément; car l'articulation sterno-claviculaire, par l'emboîtement réciproque de ses surfaces, jouit de tous les mouvements propres à ce genre de diarthroses; or, ses mouvements sont variés, mais fort peu étendus; comparez-la, à ce point de vue, à l'articulation trapézo-métacarpienne du pouce : type des articulations par emboîtement réciproque, celle-ci permet au métacarpien-phalange du pouce des mouvements aussi variés et plus étendus que ceux de la clavicule dans l'articulation sterno-claviculaire; et elle n'a point de ménisque.

Cependant la présence de ce ménisque doit être explicable.

Voyons d'abord ce qu'il est. Est-ce un organe à type fixe, invariable, ou du moins présentant toujours une configuration analogue, sinon semblable, au moins dans ses traits essentiels, comme il est d'habitude dans les organes sur les fonctions desquels l'hésitation n'est point permise? — Il s'en faut, et de beaucoup.

Le fibro-cartilage inter-articulaire est « très épais dans sa partie supérieure, mince inférieurement » (Sappey), « très épais à sa circonférence et quelquefois percé d'un trou à son centre » (Cruveilhier), « épais à son bord interne » (Beaunis et Bouchard); *eine mediauwärts leich convexe Platte, die in der Regel die grösste Mächtigkeit in der Nähe des obere Randes hat and sich abwärts allmalig verdünt* (Henle); « sometimes being thinner in the centre than

al the edges, sometimes the reverse » (Morris). En résumé, tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître l'extrême variabilité des formes du ménisque; ce qui est en contradiction parfaite avec la fonction qui lui est assignée de rétablir le contact entre des surfaces osseuses dont la configuration ordinaire peut être déterminée d'une manière précise. — J'ajoute qu'il peut manquer complètement : j'ai constaté trois fois l'absence complète du ménisque inter-articulaire; et tout dernièrement encore j'ai présenté à la Société anatomique (séance du vendredi 13 janvier 1888) une articulation sterno-claviculaire dans laquelle on ne pouvait découvrir le moindre vestige du ménisque inter-articulaire : la pièce était très démonstrative et ne pouvait prêter à l'erreur; on ne pouvait davantage soupçonner l'enlèvement involontaire du ménisque, car il s'agissait d'une coupe transversale de l'articulation dont l'appareil ligamenteux était intact; j'ajoute que le sujet était jeune et ne présentait point trace d'arthritisme. Dans les autres cas d'absence du ménisque dont j'ai parlé plus haut on pouvait encore retrouver quelques vestiges de son insertion à la partie supérieure de la capsule fibreuse : ils étaient représentés par une lamelle fibro-graisseuse n'ayant pas plus d'un millimètre de hauteur et d'épaisseur. Je tiens de M. le D[r] Ledouble, professeur à l'école de Tours, qu'il a observé une fois l'absence du ménisque.

Défaut absolu de fixité dans la forme, développement très variable, absence possible (3 0/0 environ), usages inconnus, tels sont les caractères essentiels du ménisque de l'articulation sterno-claviculaire. Or, ce sont là précisément les caractères des organes en train de disparaître et qui n'apparaissent plus dans notre économie qu'à l'état de vestiges, d'organes rudimentaires : tels les muscles qui ne meuvent plus le pavillon, l'oreille, la membrane clignotante, l'appendice iléo-cæcal, et bien d'autres.

Pour qui observe sans idée préconçue et voit, à côté de ces organes rudimentaires, d'autres organes, déjà atrophiés et perdus au cour de l'évolution phylogénique, reparaître à chaque instant sous forme d'anomalie, il devient évident que l'anatomie humaine est en transformation continue, sans doute pour s'accommoder à des fonctions nouvelles. — D'ailleurs la chose est maintenant de connaissance banale et presque universellement admise : qui oserait nier aujourd'hui que notre économie renferme un grand nombre d'organes rudimentaires, vestiges d'une anatomie disparue parce

qu'elle était devenue inutile dans des conditions nouvelles d'existence et de milieu?

Pour ce qui est du ménisque de l'articulation sterno-claviculaire, nous savons fort bien ce qu'il représente. Chez l'esturgeon, poisson de l'ordre des sturioniens ou ganoïdes, la ceinture thoracique est formée par une série de pièces cartilagineuses, appartenant au squelette primordial et composant la *ceinture scapulaire,* et par une série de pièces osseuses, d'origine dermique, dépendant du squelette secondaire, la *ceinture claviculaire.* Cette deuxième ceinture est formée par trois pièces latérales : la sus-clavicule, la clavicule et l'inter-clavicule.

Chez la grenouille, la ceinture claviculaire est représentée par une clavicule soudée au pro-coracoïde et une *inter-clavicule* soudée à sa congénère opposée et formant une pièce médiane, unique.

L'*inter-clavicule* de l'ornithorhynque et de l'échidné, mammifères composant l'ordre des monotrèmes, a la forme d'un T placé en avant du sternum. Chez le sarigue (marsupiaux), l'inter-clavicule a aussi la forme d'un T; mais, tandis que les deux branches latérales de ce T demeurent à l'état cartilagineux, sa pièce médiane se fusionne avec la partie adjacente du sternum, avec lequel elle constitue le présternum (Götte). Partant de ces faits, Gegenbaur a démontré que le ménisque sterno-claviculaire de l'homme et des singes représentait le rudiment d'une inter-clavicule, c'est-à-dire les extrémités latérales de la branche horizontale du T.

En raison des faits que je viens d'exposer, je me crois en droit de conclure : l'articulation sterno-claviculaire est une articulation par emboîtement réciproque, dans laquelle le ménisque inter-articulaire, inexplicable par la nécessité de rétablir une non-concordance qui n'existe pas, représente le vestige d'un organe très développé chez certains vertébrés, presque entièrement disparu chez l'homme, l'*inter-clavicule.*

Ligaments. — Le manchon fibreux qui va de l'une à l'autre surfaces articulaires présente des points de renforcement : en avant, en haut et en arrière. Aussi peut-on décrire à cette articulation trois ligaments qui seront dits : antérieur, supérieur et postérieur. En bas et en dehors la capsule s'amincit et c'est le ligament costo-claviculaire qui tient lieu de ligament inférieur. Enfin un ligament inter-claviculaire va de l'une à l'autre clavicules.

Le ligament antérieur (C, fig. 2), qui s'insère d'une part à l'extré-

mité sternale de la clavicule, forme une large bandelette, très oblique, qui vient d'autre part s'attacher au pourtour de l'encoche sternale; souvent un tubercule sternal se rencontre au point d'insertion de ce ligament et témoigne de sa force. Cette bandelette presque verticale est très épaisse; en haut elle se continue, sans ligne de démarcation apparente, avec le ligament supérieur, en bas et en dehors elle s'amincit et ne s'avance pas jusque sur le cartilage de la première côte. En ce point on aperçoit la synoviale articulaire, qui vient faire saillie pendant les mouvements de l'articulation : c'est le lieu de moindre résistance par lequel feront hernie les *ganglions* de cette articulation (O, fig. 2).

Le ligament supérieur (B, fig. 2) est un trousseau fibreux, extrêmement fort, dont les fibres transversales vont de l'extrémité sternale de la clavicule au bord supérieur de la fourchette sternale : il faut remarquer que ce ligament s'insère non seulement à la face supérieure de la clavicule, mais encore et surtout aux rugosités qui encadrent la facette articulaire; son insertion se confond en ce point avec celle du ménisque. Ce ligament est très fort et son épaisseur ordinaire varie entre 4 et 6 millimètres.

Le ligament postérieur, moins fort que les précédents, s'insère à la partie postérieure et supérieure de l'extrémité interne de la clavicule, d'où ses fibres se dirigent en bas et en dedans pour aller s'attacher au bord postérieur de l'encoche sterno-chondrale.

De ces trois ligaments le supérieur est le plus fort; après lui vient l'antérieur; le postérieur est le plus faible des trois. D'après ces données anatomiques on peut conclure que les luxations de la clavicule en arrière et en avant seront les plus fréquentes, tandis que la luxation directe en haut sera fort rare.

Le *ligament inter-claviculaire* (1, fig. 2) s'étend de la partie supérieure de l'extrémité interne d'une clavicule à la partie supérieure de l'extrémité interne de l'autre, passant ainsi transversalement au-dessus de la fourchette sternale, dont il comble en partie la concavité. Comme il s'attache à la partie postérieure et supérieure de l'extrémité interne des deux clavicules, le plan qu'il forme continue le plan de la face postérieure du sternum. Le développement de ce ligament est des plus variables, tantôt il est très fort et prend alors la forme d'un prisme fibreux qui repose par une de ses faces sur la fourchette sternale, tantôt il est plus faible et formé seulement par une lame fibro-celluleuse allant de l'une à l'autre

clavicule. La longueur de ce ligament varie, comme la distance qui sépare les deux clavicules, de 15 milimètres à 4 centimètres. Le bord supérieur est libre et tranchant, concave en haut; le bord inférieur adhère à la fourchette sternale; on remarque sur ce bord un ou plusieurs orifices servant à laisser passer des vaisseaux.

La face postérieure de ce ligament répond au muscle sterno-thyroïdien, sa face antérieure est recouverte par la peau. Déprimez avec la pulpe de l'index la fossette sus-sternale, vous rencontrerez au fond le plan fibreux du ligament inter-claviculaire, et si, pendant que le doigt est là, appuyant sur le ligament, vous tournez et baissez alternativement l'épaule vous sentirez très facilement le ligament se tendre lorsqu'une épaule s'abaisse et se relâcher lorsqu'elle s'élève. Au point de vue de la physiologie des mouvements de l'épaule, ce ligament est donc fort intéressant. Il ne l'est pas moins en anatomie philosophique, comme nous le verrons plus loin. En revanche je ne saurais lui accorder en entier le rôle que Groult lui fait jouer « de relever le fragment interne dans les fractures de la clavicule ».

Je ne pense pas qu'il puisse relever le fragment interne, le faisceau cléido-mastoïdien suffit à cette besogne; mais, à coup sûr, il doit lui imprimer quelques mouvements, lorsque l'épaule saine se meut. La petite expérience physiologique que j'ai racontée, il y a quelques lignes, ne permet pas de douter à cet égard; et ce ne serait pas un mauvais conseil à donner aux individus atteints de ces fractures de la clavicule, si difficiles à contenir, que d'apporter une grande sobriété dans les mouvements de l'épaule saine.

Ligament costo-claviculaire. — En réalité ce ligament est le ligament inférieur de l'articulation sterno-claviculaire : c'est ainsi que la plupart des auteurs le comprennent, et je pense qu'ils ont d'autant plus raison que l'insertion inférieure du ligament est le centre des mouvements de cette articulation. Cependant le ligament costo-calviculaire mérite une description à part, en raison de son importance et des aspects divers sous lesquels il peut se présenter. Henle et Cruveilhier le détachent de l'articulation sterno-claviculaire et le décrivent à part comme le ligament d'une articulation particulière qu'ils nomment l'*articulation costo-claviculaire*; en quoi ils ont tort, car cette articulation ne se rencontre qu'à titre d'anomalie, une fois sur 10, tout au plus. Je décrirai d'abord le ligament tel qu'on le rencontre d'ordinaire, me réservant de signaler ensuite les formes anormales sous lesquelles il peut se présenter.

Le ligament costo-claviculaire est constitué par des trousseaux fibreux qui vont du premier cartilage costal à la clavicule. Le plus

en avant, c'est le feuillet postérieur qui se tend, tandis que l'antérieur se lâche. Lorsque l'épaule est élevée directement en haut, les deux feuillets sont également tendus, et le ligament, d'oblique qu'il était, tend à devenir vertical.

Dans tous ces mouvements un point est resté fixe : c'est l'attache inférieure, centre, ou mieux pivot, de tous les mouvements.

Synoviale. — Il existe deux synoviales : celle de l'articulation ménisco-sternale, allant du pourtour de la facette sternale à la circonférence du fibro-cartilage inter-articulaire; celle de l'articulation ménisco-claviculaire, allant du pourtour du ménisque à celui de la surface claviculaire, est beaucoup plus étendue; toujours cette dernière envoie un prolongement entre la clavicule et le premier cartilage costal; parfois elle communique avec la séreuse du ligament costo-claviculaire; il n'est pas très rare de la voir communiquer avec une articulation diarthrodiale unissant le sternum et le premier cartilage costal.

Mouvements. — La clavicule s'élève et s'abaisse; elle se porte en avant, en arrière et dans toutes les directions intermédiaires; mais elle ne peut faire de mouvement de rotation. Dans tous ces mouvements les deux extrémités de la clavicule se meuvent en sens inverse. L'axe de tous ces mouvements est à l'insertion inférieure du ligament costo-claviculaire. L'insertion supérieure de ce ligament divise la clavicule en deux segments, l'un externe très long, l'autre interne très court. Dans le mouvement de circumduction les deux extrémités de la clavicule décrivent deux cônes opposés par leurs sommets.

Lorsque l'épaule s'abaisse, les deux extrémités de la clavicule se meuvent en sens inverse : l'externe se porte en bas, tandis que l'interne tend à se porter en haut. L'un de ces mouvements est à l'insertion inférieure du ligament costo-claviculaire.

On comprend aisément que le relèvement de l'extrémité interne soit peu sensible, le bras de levier à l'extrémité duquel il se passe n'ayant guère qu'une longueur de deux centimètres. D'ailleurs ce relèvement est vite limité par la tension des ligaments supérieur et antérieur de l'articulation sterno-claviculaire. Coupez ces ligaments, comme je l'ai fait souvent, après avoir suspendu un poids au membre supérieur, et vous verrez l'extrémité interne de la clavicule se relever de près d'un centimètre, tandis que l'extrémité externe s'est abaissée de plusieurs; la clavicule a basculé autour d'un

axe antéro-postérieur passant par l'insertion inférieure du ligament costo-claviculaire.

Le développement de ces ligaments, qui font équilibre aux tractions exercées dans le sens vertical sur le membre supérieur, est en rapport avec la fonction ordinaire de ce membre.

Le ligament inter-claviculaire intervient dans le même sens. J'ai déjà dit comment on pouvait prendre connaissance de l'action de ce ligament sur le vivant.

L'articulation sterno-claviculaire se compose réellement de deux articulations contiguës, séparées seulement par le ménisque. Peut-on répartir les mouvements de l'articulation entre les deux articulations juxtaposées et dire, comme on l'a dit : les mouvements dans le sens vertical ont surtout pour siège l'articulation ménisco-claviculaire, tandis que les mouvements antéro-postérieurs se passent surtout dans la ménisco-sternale.

Je ne pense pas qu'une distinction pareille puisse être faite; les expériences que j'ai tentées en fixant le ménisque tantôt à la surface sternale, tantôt à la claviculaire, m'ont permis de constater : 1° que la fixation du ménisque à la facette sternale laissait intacts tous les mouvements : leur étendue était seulement un peu moins grande; 2° la fixation du ménisque à la facette claviculaire avait beaucoup plus d'influence, en ce sens que tous les mouvements de l'articulation étaient fort empêchés et voyaient leur amplitude diminuée dans une très large mesure.

Il faut, je crois, conclure que les deux articulations interviennent dans tous les mouvements, mais que ceux-ci se passent principalement dans l'articulation ménisco-claviculaire. L'étendue de la synoviale de cette articulation, comparée à la petitesse de la synoviale ménisco-sternale, est bien en rapport avec les résultats de l'expérimentation et de l'observation. L'articulation ménisco-claviculaire, avec sa surface claviculaire qui se prolonge sur la face inférieure de la clavicule, forme une ébauche d'énarthrose et est le lieu principal de tous les mouvements, en haut et en bas, comme en avant et en arrière. Dès que les mouvements prennent un peu d'amplitude, le glissement du ménisque sur la surface sternale se produit et le complète. Peut-être peut-on dire que les mouvements commencent dans l'articulation ménisco-claviculaire et sont achevés dans la ménisco-sternale.

Malgaigne compare la clavicule au col du fémur séparé du reste

de l'os; devant l'anatomie, la comparaison ne tient pas, mais elle devient fort séduisante et à peu près exacte quand l'articulation scapulo-humérale est ankylosée; alors, en effet, les mouvements très limités du bras se passent dans l'articulation sterno-claviculaire.

Articulations de l'extrémité externe de la clavicule.

La clavicule s'articule, par son extrémité externe : 1° avec l'acromion; 2° avec l'apophyse coracoïde sur quelques sujets.

Articulations acromio-claviculaires. — La facette claviculaire. décrite plus haut, *repose* sur une facette acromiale, analogue par son étendue et sa forme, et de direction diamétralement opposée. L'étendue de ces surfaces articulaires présente de grandes variétés individuelles; elles peuvent être très petites ou très étendues. Il n'est point très rare de voir la clavicule s'articuler avec l'acromion par deux facettes auxquelles répondent deux facettes acromiales : ainsi sont constituées deux articulations acromio-claviculaires nettement distinctes; d'après mes recherches cette anomalie se rencontrerait deux ou trois fois sur cent.

Ordinairement ces facettes sont recouvertes par une couche assez épaisse d'un fibro-cartilage, rugueux, inégal, souvent villeux; quelquefois cependant cette couche prend, autant qu'on en peut juger par l'aspect extérieur, tous les caractères d'un véritable cartilage articulaire.

Un fibro-cartilage inter-articulaire, signalé par Winslow (1732), puis par Weitbrech (1742), à peu près constant, mais de volume très variable, s'interpose en haut entre les deux surfaces articulaires; sa forme ordinaire est celle d'une lamelle ou d'un croissant dont la base s'insère à la partie supérieure et postérieure de la capsule ligamenteuse, et dont le bord aminci descend entre les surfaces articulaires; deux fois j'ai vu ce fibro-cartilage complet, séparant en deux chambres synoviales distinctes l'articulation acromio-claviculaire; j'ai aussi noté son absence.

Un manchon ligamenteux, très lâche, recueille les deux surfaces articulaires; cette capsule orbiculaire, renforcé en haut et en bas, devient les ligaments supérieur et inférieur. Le ligament supérieur s'insère à quelque distance des facettes articulaires sur les rugosités de la face supérieure de l'acromion et de la clavicule; ses fibres

superficielles sont plus longues que les profondes; il est recouvert et renforcé par quelques fibres tendineuses qui vont du trapèze au deltoïde; il est nécessaire d'enlever avec soin ces fibres pour mettre bien le ligament en évidence. Le ligament inférieur est moins développé; ses fibres, de direction transversale, sont grisâtres et ne forment pas un plan continu, mais des faisceaux séparés par des interstices, dans lesquels on peut voir la synoviale s'engager et faire hernie : j'ai observé un ganglion d'origine synoviale en ce point. — En avant et en arrière, la capsule articulaire n'est représentée que par quelques fibres ligamenteuses. Elle est en somme fort

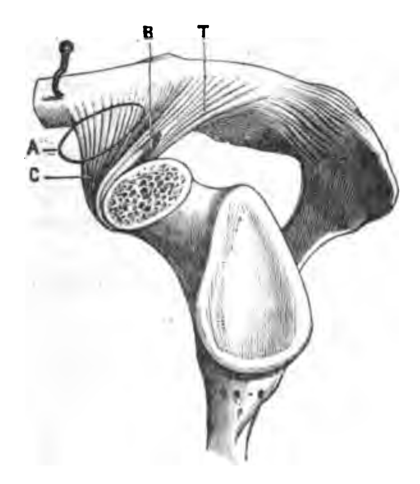


Fig. 3.

T. Ligament trapézoïde; — C. Ligament conoïde; — A. Grande bourse séreuse que l'on trouve d'ordinaire dans la niche que forment les deux ligaments; — C. Petite bourse séreuse incluse dans l'épaisseur du ligament trapézoïde.

lâche et permet un grand écartement des surfaces articulaires : il n'en faut pas déduire que les mouvements dont cette articulation est le siège soient fort étendus : en réalité les mouvements de glissement qui s'y passent sont très limités.

Il n'est pas inutile, au point de vue pratique, de remarquer que si, dans la plupart des cas, l'extrémité externe de la clavicule et l'acromion sont situés sur un même plan, il n'est pas rare de voir l'extrémité externe de la clavicule s'élever notablement au-dessus du plan de la surface acromiale. On penserait volontiers alors à une luxation incomplète de la clavicule en haut; mais la reproduction de cette particularité sur l'autre épaule empêchera l'erreur.

J'ajoute toutefois que cette conformation, d'autant plus fréquente que le sujet est plus âgé, est toujours plus marquée du côté droit.

J'ai noté avec soin, en décrivant les surfaces articulaires, leur direction : la facette claviculaire qui regarde en dehors, en bas et en arrière *repose* sur la facette acromiale tournée en dedans, en

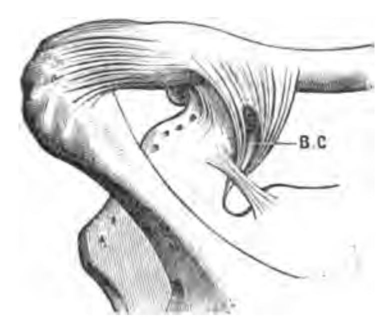


Fig. 4.

Ligament conoïde vu par sa face postérieure et incisé pour montrer la petite bourse séreuse (BC) que l'on rencontre d'ordinaire en avant de son insertion au tubercule de l'apophyse coracoïde.

haut et en avant; d'où la force plus grande du ligament supérieur et la fréquence des luxations en haut.

Union de la clavicule et de l'apophyse coracoïde. Ligaments coraco-claviculaires.

Le mode par lequel la clavicule s'unit à l'apophyse coracoïde

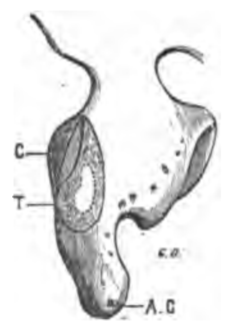


Fig. 5.

Apophyse coracoïde vue par sa face supérieure et interne ou face claviculaire; — C. Lieu d'insertion du ligament conoïde; — T, Lieu d'insertion du ligament trapézoïde.

ressemble beaucoup à celui par lequel le même os s'unit à la première côte : dans les deux cas, on trouve le plus souvent une articu-

lation à distance offrant un appareil ligamenteux et un organe séreux, sans surfaces articulaires; mais, dans les deux cas aussi, on peut rencontrer anormalement une véritable articulation avec tous ses éléments constitutifs.

Ordinairement, 7 fois sur 10 environ, la clavicule n'entre point en contact direct avec l'apophyse coracoïde et l'union se fait par le moyen de deux ligaments, le conoïde et le trapézoïde.

Je décrirai avec soin les insertions de ces ligaments : c'est en les fouillant que je suis arrivé à reconnaître dans leur intérieur l'existence de deux organes séreux qui n'ont point été jusqu'ici signalés, à ma connaissance du moins [1].

De l'extrémité antéro-externe du bord cervical de l'omoplate se détache l'apophyse coracoïde qui se dirige d'abord en haut et en dedans, pour s'infléchir ensuite presque horizontalement en dehors, arrondissant sa courbe au-dessus de la cavité glénoïde de l'omoplate. Winslow compare cette apophyse au *petit doigt* légèrement fléchi. La face inférieure de l'apophyse coracoïde, inclinée en dehors, regarde la tête de l'humérus; c'est la face humérale. La face supérieure, inclinée en dedans, répond à la clavicule, et mérite le nom de face claviculaire. J'appellerai le bord supérieur et externe, bord acromial, réservant au bord inférieur et interne le nom de bord thoracique. Je ne crois pas me tromper en pensant que cette manière de dénommer les bords et les faces du nom des parties avec lesquelles ils sont en rapport, est logique et facilite la mémoire; pour le lecteur qui n'a pas toujours en main une omoplate, elle permet de mieux orienter l'apophyse coracoïde qu'il imagine.

La face claviculaire seule nous intéresse : dans sa moitié postérieure elle répond à la clavicule qu'elle déborde par toute sa moitié antérieure. Je l'ai fait représenter (fig. 3); au sommet s'insère le faisceau musculaire formé par l'union du coraco-brachial avec la courte portion du biceps, tandis que le petit pectoral s'insère à la partie antérieure du bord interne ou thoracique, empiétant assez

1. Deux ans après avoir communiqué ces recherches à la Société anatomique, non sans avoir lu tous les classiques français et étrangers, j'ai trouvé, par hasard, en feuilletant les bulletins de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg, une monographie d'un professeur russe, W. Gruber, sur les bourses séreuses de l'épaule. Dans ce travail d'une précision admirable, comme tous ceux qui sont sortis des recherches de cet anatomiste, la bourse séreuse que je décris dans l'intérieur du ligament trapézoïde est parfaitement figurée et décrite.

souvent sur la face claviculaire et séparé quelquefois de cette face par une très petite bourse séreuse. La moitié postérieure de cette face est rugueuse : en l'étudiant sur des os frais, on arrive assez facilement à isoler le lieu d'insertion du ligament conoïde (C) et celui du trapézoïde (T).

Entre ces deux insertions la face redevient d'ordinaire unie; il en est de même au centre de l'insertion du ligament trapézoïde. La figure 5, malheureuse en ce sens qu'elle représente une apophyse coracoïde trop isolée et par suite difficilement reconnaissable, est cependant bonne parce qu'elle reproduit l'aspect ordinaire des insertions ligamenteuses étudiées sur un grand nombre de sujets. Il faut remarquer que le ligament conoïde s'insère tout à fait à la partie postérieure de la face claviculaire, et que le ligament trapézoïde s'insère *à toute la largeur de cette face* et pas seulement à un des bords.

De cette insertion coracoïdienne, le ligament trapézoïde se dirige obliquement en haut et en dehors vers les rugosités situées à l'extrémité externe de la face inférieure de la clavicule : j'ai insisté en décrivant ces os sur la direction et la largeur de cette chaîne de rugosités (L. Tr. de la fig. 1). Le ligament trapézoïde est donc, comme ses insertions permettent de le prévoir, épais; c'est à tort qu'on le décrit comme une lame fibreuse s'insérant au bord thoracique de l'apophyse coracoïde; c'est une double haie, épaisse de 4 à 6 millimètres et composée de couches fibreuses au milieu desquelles se rencontre un organe séreux.

Le ligament conoïde monte en s'épanouissant de l'insertion coracoïdienne que nous connaissons vers le bord postérieur de la clavicule, où un tubercule (L. C., fig. 1) marque l'insertion de ses faisceaux principaux.

Le bord postérieur du trapézoïde est assez intimement uni au bord externe du trapézoïde, de sorte que les deux ligaments ainsi réunis forment avec la clavicule une sorte de niche ouverte en avant et en dedans. Dans cette niche on rencontre souvent, une fois sur trois d'après mes recherches, une bourse séreuse (A de la fig. 3), parfois très développée, ayant 2 centimètres sur 3, quelquefois séparée en deux par une cloison verticale ou horizontale. Lorsque cette bourse séreuse manque, on trouve à sa place un tissu conjonctif très lâche et humide, séreux, rudimentaire.

Tel est d'ordinaire l'appareil d'union et de glissement de la clavi-

cule et de l'apophyse coracoïde. Parfois (3 fois sur 10 environ), le contact se fait entre les deux os et une articulation véritable apparait avec 2 facettes articulaires, l'une sur la face inférieure de la clavicule, l'autre au point correspondant de l'apophyse coracoïde; cette dernière manque souvent et est remplacée par une sorte d'infiltration cartilagineuse du ligament trapézoïde. Il est plus rare de voir la facette claviculaire manquer et être remplacée par une infiltration cartilagineuse dans le tendon du sous-clavier; le Pr Panas a noté cette disposition que j'ai aussi rencontrée. Je ne parle point d'un troisième ligament que quelques anatomistes représentent et décrivent sous le nom de ligament coraco-claviculaire interne, et qui n'est qu'une bande plus ou moins épaissie sous l'aponévrose clavi-coraco-axillaire. D'ailleurs cet épaississement manque le plus souvent, et ne saurait en aucun cas être rapproché des ligaments coraco-claviculaires, trapézoïde et conoïde.

L'omoplate, solidement reliée à la clavicule par les ligaments trapézoïde et conoïde, forme avec cet os un angle embrassant le contour supérieur du thorax. L'ouverture de cet angle varie suivant que l'épaule se porte en avant ou en arrière : dans le premier cas l'angle omo-claviculaire diminue, dans le second il s'ouvre pour embrasser plus largement le thorax. Ces mouvements d'ouverture et de fermeture de l'angle omo-claviculaire sont réglés et limités par les ligaments coraco-claviculaires.

Lorsque, l'épaule étant portée en avant, les deux os tendent à se rapprocher, le ligament trapézoïde se tend et bientôt sa tension limite la fermeture de l'angle omo-claviculaire. Quand, l'épaule étant portée en arrière, les deux os s'écartent pour mieux embrasser le thorax, le ligament conoïde se tend et sa tension limite l'ouverture ou l'angle omo-claviculaire. Ce rôle des ligaments trapézoïde et conoïde est des plus aisés à vérifier : une expérience de contrôle consiste à couper l'un après l'autre chacun des ligaments, l'angle se fermera ou s'ouvrira au delà de ses limites ordinaires, suivant que l'on aura coupé le trapézoïde ou le conoïde.

Ces mouvements de l'angle omo-claviculaire retentissent dans l'articulation acromio-claviculaire placée au sommet de l'angle, mais il serait inexact de croire que cette articulation en est le centre. Leur centre vrai, mobile lui-même, est à l'insertion des ligaments conoïde et trapézoïde sur l'apophyse coracoïde. Lorsque ces liga-

ments ont été bien disséqués, on voit qu'ils se déplacent par glissement sur l'apophyse coracoïde autour de leur insertion immobile.

Ce glissement, qui s'exerce sur une assez grande étendue, a déterminé là l'apparition de deux organes séreux dont on chercherait en vain la mention dans les classiques français ou étrangers.

L'ossification des ligaments trapézoïde et conoïde s'observe parfois : j'en ai présenté deux exemples à la Société anatomique; l'un d'eux avait été recueilli par mon distingué collègue de Nancy, M. Nicolas. Tantôt la pièce osseuse ainsi formée est en continuité avec la clavicule, tantôt elle est entièrement libre, s'articulant en haut avec la clavicule, en bas avec l'apophyse coracoïde.

Bourse séreuse du ligament trapézoïde.

Elle est représentée en A, dans la figure 3. D'ordinaire elle se présente sous la forme d'un petit sac séreux, ovoïde, inclus entre les feuillets du ligament trapézoïde. Les dimensions, assez variables, sont, en moyenne, de 12 millimètres dans son grand axe parallèle à celui de l'apophyse coracoïde, et de 6 dans le petit qui suit la direction du ligament trapézoïde. En regardant la figure 5, on voit au milieu de la surface (T) d'insertion du ligament trapézoïde une petite surface blanchâtre qui répond au point sur lequel repose la bourse séreuse.

Tantôt les deux feuillets du trapézoïde que la séreuse sépare sont égaux, tantôt le feuillet externe est très mince, si bien que la séreuse paraît siéger entre la face inférieure du trapézoïde et la face supérieure du coracoïde. Cette bourse séreuse n'est pas constante; je l'ai trouvée seulement dans les deux tiers des cas; on la trouve parfois, et bien développée, sur le nouveau-né, mais elle existe plus souvent sur l'adulte; elle manque moins souvent du côté droit que du gauche et elle y est en général plus développée. Parfois elle est fort petite et peut échapper à l'observation. Voici le bon moyen de la découvrir pour l'étudier : la clavicule et l'omoplate ayant été détachées du tronc, on dissèque avec soin les ligaments trapézoïde et conoïde; puis, l'omoplate étant immobilisée, dans un étau ou par la main d'un aide, on coupe les ligaments de l'articulation acromio-claviculaire; l'extrémité externe de la clavicule bascule en haut et le ligament trapézoïde présente sa face inférieure; il faut alors couper ce ligament, peu à peu, tranche par tranche, tout près de

son insertion coracoïdienne, et, à un moment donné, la cavité séreuse apparaît avec la surface unie et l'aspect poli, brillant, ordinaire à ces organes en état de parfait développement.

En poussant cette dissection un peu plus loin, vers la base de l'apophyse coracoïde, on trouvera facilement la bourse séreuse du ligament conoïde.

Bourse séreuse du ligament conoïde (B.C. de la fig. 4).

Plus petite que la précédente, la bourse du ligament conoïde se trouve placée d'ordinaire entre la base de l'apophyse coracoïde qui descend fort bas, comme chacun sait, presque sur l'échancrure du bord cervical de l'omoplate. Parfois aussi, la petite séreuse est reportée un peu plus en avant, entre les deux ligaments, dont la démarcation, d'ordinaire un peu artificielle, est alors nettement marquée.

C'est un petit sac ovoïde, à grand axe vertical, parallèle à celui du ligament; ses dimensions moyennes sont de 10 millimètres sur 5.

La bourse séreuse du ligament conoïde manque plus souvent que celle du trapézoïde; il n'est pas très rare de rencontrer les deux bourses séreuses réunies en une seule, qui prend alors la forme d'un 4, dont la branche horizontale suit la face supérieure de l'apophyse coracoïde, tandis que la verticale monte dans l'épaisseur du ligament conoïde ou entre les deux ligaments.

Dans le mouvement d'ouverture de l'angle, le ligament conoïde étendu tend à couvrir le trapézoïde plissé au-dessous de lui.

Souvent il est difficile de séparer les deux ligaments, que l'on pourrait à la rigueur considérer comme un ligament unique; cependant, s'ils tendent souvent à se confondre vers leur partie moyenne, leurs extrémités ont des fonctions et des insertions bien distinctes.

CONTRIBUTION

A L'HISTOIRE DES NOCTILUQUES [1]

Par G. POUCHET.

(*Planche* IV.)

FORME. — La forme des Noctiluques est loin d'être sphérique. Elles se présentent, il est vrai, quand elle sont dans leur position d'équilibre à la surface de l'eau et qu'on les examine suivant la verticale, avec un contour très sensiblement circulaire. Mais le profil est tout autre et montre que l'être a en réalité deux extrémités, et qu'il est jusqu'à un certain point comparable dans sa forme générale aux Péridiniens.

Nous reportant à la nomenclature que nous avons adoptée pour ces êtres, nous voyons que la Noctiluque est plus déprimée dans sa partie antérieure que dans sa partie postérieure, seule complètement arrondie. La partie antérieure présente deux masses juxtaposées de forme et de volume inégaux séparées en dessus et en dessous par deux sillons. Nous retrouvons donc ici les deux lobes antérieurs inégaux des Péridiniens. Le contour de la masse gauche se continue directement avec celui de la gibbosité postérieure ; la masse droite au contraire est beaucoup plus déprimée, et, quand on regarde l'être de profil, laisse voir à découvert la *dent* insérée sur la gibbosité gauche (fig. 1), comme celle que l'on trouve également chez certains Péridiniens.

Les deux masses sont séparées en avant (face ventrale) par un sillon extrêmement accusé (atrium de Bütschli), au fond duquel se trouve la bouche. Mais de plus la face dorsale est creusée au même niveau d'un sillon s'étendant sur la moitié environ de la

1. Voy. *De la multiplication provoquée et de la forme des Noctiluques* (Soc. de Biologie, 23 juin 1888). — *Du cytoplasme et du noyau des Noctiluques* (Cpt. r. *Acad. des Sc.* 4 novembre 1889). — *De la structure et des phénomènes nucléaires chez les Noctiluques* (Soc. de Biologie, 9 novembre 1889).

longueur de l'être. A ce sillon correspond une induration de la cuticule comparable à celle de la dent ou des pièces basilaires du tentacule, et qui forme une véritable pièce solide bifurquée en avant. On voit très bien cette pièce et sa rigidité sur les Noctiluques rétractées figurées par différents auteurs [1] et par nous-même [2].

L'arête solide représentée par le fond du sillon postérieur sert d'insertion à un système de fibres dont l'importance a été signalée par Bütschli, bien qu'il n'en ait point exactement reconnu la disposition. Ces fibres forment un appareil qui paraît dans une certaine mesure indépendant du réseau cytoplasmique. Ces fibres hyalines rectilignes s'insèrent de part et d'autre sur le sillon antérieur en avant de la bouche et sur le sillon postérieur. — Ajoutons, pour compléter la description des formes extérieures de la Noctiluque, ce détail qui achèvera de la faire comprendre : le sillon antérieur et le sillon postérieur ne sont point en continuité l'un avec l'autre; ils sont séparés par une sorte de pont unissant les deux lobes au niveau de leur plus forte saillie en avant [3]. La pièce solide du sillon postérieur présente au niveau de ce point une sorte de fourche qui la termine en avant.

Nous appuyons sur ces détails de structure parce qu'ils viennent confirmer une vue sur laquelle nous avons insisté à maintes reprises, à savoir que les Noctiluques sont des êtres tout à fait voisins des Péridiniens, dont ils ont la disposition en 3 lobes, les deux antérieurs avoisinant la bouche, inégaux, le gauche portant une dent, l'être offrant une sorte de torsion totale. Tous ces caractères se retrouvent invariablement chez les Péridiniens. Les Noctiluques seraient donc plutôt végétaux qu'animaux, malgré leur mode d'alimentation [4].

Le tentacule est en réalité inséré au fond d'une excavation faisant partie du sillon ventral, mais à une certaine distance en arrière

1. Entre autres Cienkowski, *Ueber Noctiluca miliaris*, fig. 18 à 20 (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1873).
2. Voy. ce Journal, *Contribution à l'histoire des Cilioflagellés*, 1883, p. 437.
3. Nous avons décrit des Péridiniens chez lesquels une disposition analogue existe.
4. Tout en reconnaissant qu'il n'y a point de distinction fondamentale à établir entre les êtres classés sous les deux dénominations d'animaux et de végétaux, on ne saurait méconnaître certaines différences qui permettent de les rapporter à deux types distincts; c'est ainsi que le cytoplasme chez les végétaux se montre très généralement recouvert d'une enveloppe cellulosique et que les végétaux en général se nourrissent directement aux dépens des principes dissous dans le milieu ambiant, tandis qu'il n'en est pas généralement ainsi chez les animaux.

de la bouche. C'est sur le côté gauche de cette excavation que se trouve la dent et de même le renforcement cuticulaire transversal que présente le tentacule à sa base. L'excavation buccale placée plus en avant est beaucoup plus profonde que celle où s'insère le tentacule. Le dessin que nous donnons d'une Noctiluque vue de profil complétera amplement notre description. Nous appelons l'attention sur le trait correspondant à la coupe médiane de l'être.

L'extrémité du tentacule jouit certainement de propriétés adhésives très manifestes. On le voit entraîner dans ses mouvements des matériaux alimentaires tels par exemple que des grains d'amidon, mais sans paraître en contact avec ces corps. Il semble que les grains soient retenus par une matière visqueuse qui resterait interposée à l'organe et à l'objet[1]. Cette qualité adhésive n'est pas toutefois spéciale à l'extrémité du tentacule et nous avons vu des corps étrangers adhérer de même au milieu de sa longueur aussi bien qu'à son extrémité.

On peut à certains jours voir un nombre considérable de Noctiluques sans tentacule. Le fait s'est présenté à nous le 28 août 1889. Sur 148 noctiluques prises au hasard nous en comptons 50 dépourvues de tentacule ou n'ayant qu'un tentacule rudimentaire. Ce fait ne peut être attribué qu'à une montée de Noctiluques passant de la forme sphérique, que nous avons décrite et figurée ailleurs[2], à la forme normale. On trouve en effet en même temps un nombre considérable de ces Noctiluques sphériques, non gonflées d'eau dont l'origine demeure inconnue.

DE LA CUTICULE ET DU CYTOPLASME. — La membrane qui enveloppe le corps de la Noctiluque, y compris le tentacule, est isolable par les réactifs; elle présente même à ceux-ci une très grande résistance. On peut donc à la rigueur la désigner sous le nom de cuticule. Toutefois cette membrane comme le tentacule lui-même et ses stries, comme la charpente solide du sillon dorsal, comme la dent, bien que paraissant avoir acquis, à la façon des parois cellulaires chez les végétaux, un très haut degré de résistance, aux dépens de leur activité moléculaire, n'en restent pas moins aptes

1. Le tentacule dans ses mouvements ramène bien l'objet vers le corps de l'être, mais nous n'avons point vu — sans toutefois diriger de ce côté spécialement nos observations — qu'il le conduise à la bouche.

2. Voy. ce Journal, *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins*, 1885, p. 77.

à montrer de nouveau une activité nutritive considérable. On peut voir cette cuticule présenter d'incessants changements, le tentacule lui-même malgré sa rigidité apparente se fondre en quelque sorte et toute sa substance être rapidement résorbée au point qu'on ne retrouve plus même la trace du lieu où il était inséré. La Noctiluque n'aurait donc pas de cuticule si l'on attache à ce terme anatomique la valeur d'un *produit* sécrété, non vivant [1].

D'autre part il peut arriver au contraire dans de nombreuses circonstances que cette enveloppe si résistante, et à laquelle nous conserverons pour la facilité du langage le nom de cuticule, soit rejetée en partie ou tout entière dans des sortes de mues, dont la signification nous échappe. Des Noctiluques pêchées le 11 juillet vers 2 heures nous présentent en grand nombre dans l'après-midi des exemples de cette mue. Presque toutes celles qui occupent la surface de l'eau abandonnent une cuticule chiffonnée, elles se rétractent, deviennent par suite plus lourdes et tombent au fond. On voit la cuticule rester quelque temps adhérente à la Noctiluque rétractée, puis s'en séparer. La Noctiluque a conservé son tentacule, et la cuticule flottante est réduite à une sorte de calotte hémisphérique où on ne distingue d'ailleurs aucune partie répondant aux parois plus rigides du sillon postérieur [2].

On remarquera que les mues dont nous parlons ne se sont présentées à nous que sur des Noctiluques ne renfermant aucun aliment. Ajoutons qu'on ne voit jamais aucun aliment non plus dans les Noctiluques rétractées toujours si abondantes dans la mer.

Ce qui précède montre qu'en réalité la question de savoir si la Noctiluque possède ou non une cuticule ne saurait être tranchée dans les termes où on la pose [3]. D'une part la région limite de l'être — y compris le tentacule — peut être rejetée par le cytoplasme sous-jacent et subsister soit après avoir été éliminée, soit après la mort de l'être, comme des parties essentiellement résistantes [4]. D'autre

1. Il est bon de remarquer toutefois qu'à ce compte le test des Arthropodes, susceptible en certains cas de résorption, comme au 3e article des pinces du Homard, ne mériterait pas davantage le nom de cuticule.

2. Antérieurement au fait que nous rapportons ici, nous avions déjà observé et dessiné (voy. fig. 2) une de ces mues sur une Noctiluque à laquelle cependant on avait fait absorber des grains de carmin. Au cours de cette observation nous pûmes en outre constater que les filaments cytoplasmiques d'une Noctiluque sont susceptibles de contraction synchrone, figurant une secousse musculaire concentrique (par rapport à la place qu'occupe le noyau).

3. Voy. Bütschli, *Morph. Jahrb.* 1885.

4. Cette résistance de la cuticule ou de ce que l'on pourrait appeler également le

part cette cuticule est susceptible de se modeler sans cesse par l'occlusion ou la réapparition de la bouche, par la disparition ou la réapparition de la dent et du tentacule, soit au cours de métamorphoses encore mal connues, soit au cours des processus de segmentation et de gemmation.

La résorption du tentacule chez les Noctiluques qui vont se segmenter est ici le phénomène saillant. Le tentacule qui paraît muni d'une charpente essentiellement rigide et qui possède d'ailleurs une résistance à la destruction qu'on peut comparer aux tests cellulosiques d'un grand nombre de végétaux monocellulaires, se résorbe, fond en quelque sorte avec la plus grande facilité. Cette résorption est un des premiers phénomènes de la segmentation. Elle se fait très rapidement. Elle paraît débuter en même temps que se montre le premier indice de l'étranglement devant aboutir à la formation de deux corps cellulaires. Elle est achevée en moins d'une demi-heure (8 juin) et probablement en quinze ou vingt minutes [1].

Voici quelles sont les phases du phénomène (voy. fig. 1, B et C).

La base du tentacule, au lieu de l'insertion si nettement limitée à bords courbes et parallèles qu'on lui connaît, s'arrondit, se gonfle. En même temps ses contours perdent leur régularité, le profil devient bossué et les renflements qu'il présente se modifient d'un instant à l'autre. Au même niveau la disposition striée a disparu, le contenu du tentacule est finement granuleux en continuité par sa base

test des Noctiluques se manifeste de diverses façons. On peut parfois trouver un grand nombre de mues dans les pêches pélagiques, et d'autres fois — chose beaucoup plus inattendue, que nous avons remarquée depuis longtemps et qui reste inexpliquée — on peut trouver dans ces pêches pélagiques un grand nombre de tentacules avec une partie de l'armature qu'ils présentent à leur base. Les tentacules dans ce cas ont une courbure toujours uniforme et ne sont pas plissés, *frippés*, comme les tentacules restés adhérents à des cuticules entières à l'intérieur desquelles l'être subit une sorte de régénération, réduit à une sphère cytoplasmique de petit diamètre qui paraît — nous n'en avons pas la preuve — apte à redevenir une Noctiluque. Cette rigidité si remarquable des tentacules isolés qu'on trouve parfois en abondance dans les pêches pélagiques, nous avait incité il y a plusieurs années à mettre en culture un certain nombre de ces tentacules. Nous devons ajouter que le résultat a été négatif, au moins autant que nous en avons pu juger sur une observation interrompue par accident. Mais nous ne saurions trop engager les observateurs à reprendre cette étude. — Ajoutons que des Noctiluques placées dans une chambre humide, où par bonheur ne s'est trouvé aucun germe, où ne s'est développée aucune zooglée ni aucune bactérie, nous montrent encore après deux ans leur cuticule vide et plissée, mais toujours subsistante dans l'eau.

1. Nous ne donnons pas le temps exact n'ayant pu suivre toutes les phases sur le même individu en raison des conditions mauvaises où il faut le placer pour l'observation, dans un tube capillaire (appareil de M. Chabry).

d'insertion maintenant élargie avec le cytoplasme de même finement granuleux à ce niveau. Le tentacule cependant continue ses mouvements. Peu à peu la modification survenue à la base se propage et le tentacule se raccourcit progressivement. En même temps il devient de moins en moins mobile et finit, quand il n'a plus que la moitié ou le tiers de sa longueur primitive, par être presque rectiligne ou ne présenter qu'une courbure peu marquée. A ce moment l'extrémité du tentacule offre encore la structure particulière (en cuillère) qui la distingue. Mais la résorption continuant, elle ne se montre plus bientôt que comme une sorte d'ergot conique rempli de matière finement granuleuse. Puis celui-ci disparaît à son tour et rien n'indique plus la place où était le tentacule. Toutes ces mêmes phases se reproduisent inversement sur les deux tentacules qu'on va presque aussitôt voir apparaître sur les deux individus résultant de la scissiparie [1].

Le fait qu'il importe de retenir ici est cette résorption du tentacule qu'on pouvait croire au premier abord une partie bien nettement différenciée. Sa disparition par fusion et par continuité avec la soi-disant cuticule de la Noctiluque, qui dans le même temps s'étend aussi au-devant de la bouche, est un fait de biologie cellulaire dont on ne connaissait aucun exemple aussi typique [2].

Le développement du tentacule sur les Noctiluques résultant d'une segmentation suit les phases inverses. On voit au niveau des deux sillons en formation deux éminences de cytoplasme coloré, finement granuleux. Elles croissent et deviennent bientôt deux crochets obtus, où l'on commence, dans la masse granuleuse, à distinguer l'apparence de stries transversales. Ces crochets grandissant pren-

1. Certaines Noctiluques ayant une forme sensiblement sphérique présentent un aspect spécial que nous nous bornons ici à décrire, mais qui doit offrir en tous cas une certaine permanence. On voit en regardant l'être par la face ventrale le tentacule très court, couché la pointe en avant dans une sorte de sillon formé, semble-t-il, par le prolongement des lèvres. Ce tentacule est composé de cytoplasme granuleux sans paraître pour cela — autant que nos observations nous ont permis de le constater — en cours de résorption. Derrière le cytoplasme granuleux on aperçoit le noyau sphérique. Plus en avant les deux lèvres sont asymétriques, la droite fait d'abord saillie en dedans, puis la gauche fait une saillie plus prononcée semblant passer au-devant de la droite. De temps à autre des mouvements ondulatoires permettent de constater que le flagellum existe, on le voit vibrer entre la lèvre droite et le tentacule (fig. 3).

2. Ce fait n'est pas d'ailleurs plus extraordinaire par essence que de voir la membrane cellulosique d'une torule ou d'un mycelium s'étendre sur les gemmes nées à la surface de la première, ou avec l'extrémité des filaments du second. Les cuticules protectrices du corps cellulaire sont donc aptes à prendre par intermittence une activité de vie dont l'intensité peut considérablement varier.

nent bientôt la forme de crosses d'évêque ou de points d'interrogation. Mais ils sont encore essentiellement granuleux et ne présentent pas de mouvements : ceux-ci n'apparaissent que plus tard.

Le cytoplasme uniformément granuleux du tentacule soit en cours de résorption, soit en cours de régénération, est rosé, très différent du cytoplasme qui avoisine immédiatement le noyau et envoie des filaments à travers la cavité cellulaire. Celui-ci est hyalin, mais en même temps chargé de granulations très variables de forme, de dimension et sans doute de nature. Ces deux variétés de cytoplasmes restent en général nettement localisées. Le cytoplasme hyalin à granulations variées avoisine toujours le noyau; le cytoplasme à granulutions uniformes, rosé, pourrait être désigné — sans donner toutefois trop de rigueur à ce terme — sous le nom de « cytoplasme formatif ». Il semble qu'on le retrouve partout où une partie de la cellule va se différencier notablement. Nous le verrons jouer un rôle considérable dans la gemmation. On le trouve en général chez les Noctiluques avoisinant le point d'insertion du tentacule, qu'il contribue à former et qui viendra augmenter sa masse quand il entrera en résorption.

ALIMENTATION ARTIFICIELLE DES NOCTILUQUES. — Après de nombreuses et infructueuses tentatives [1] pour nourrir les Noctiluques, nous avons réussi au delà de toute espérance avec le jaune d'œuf cuit. Les Noctiluques se jettent littéralement sur les grains vitellins et les digèrent avec une extraordinaire rapidité. — Pour faire prendre cet aliment, après avoir dissocié les grains vitellins par écrasement dans de l'eau de mer, nous les jetons sur un filtre de soie à bluter et nous les lavons à l'eau de mer. Il reste une bouillie faite des polyèdres que l'on connaît. On mêle à cette bouillie des Noctiluques prises le jour même à la mer et, au bout de moins de deux heures, la plupart ont absorbé un certain nombre de ces polyèdres [2]. Quoique les grains vitellins soient plus lourds que l'eau de

1. Nous avions successivement essayé la chair de poisson séchée et réduite en poudre, le lait, le sang, la fécule non cuite, le lycopode (les Noctiluques absorbent souvent des grains polliniques de conifères), etc.

2. Nous avons pu constater à diverses reprises avec quelle rapidité se fait l'absorption d'un grain vitellin. Il faut moins d'une minute pour qu'un grain vitellin des plus gros, de forme allongée, retenu déjà par une de ses extrémités au cytoplasme de la bouche, mais encore mobile dans l'eau ambiante, ait franchi la bouche et se trouve dans le corps de l'être, entièrement enveloppé par le cytoplasme. — Nous avons vu dans certains cas les Noctiluques plongées dans une bouillie de vitellus lavé, complètement

mer, les Noctiluques continuent de surnager. Il est très facile de les isoler par décantation et de les replacer dans l'eau de mer pure, où leur masse, au lieu de présenter l'aspect rosé ordinaire, offre maintenant une couleur jaune caractéristique.

Les Noctiluques à jeun depuis longtemps ne montrent qu'un cytoplasme peu granuleux, et présentent dans leur ensemble, d'une manière générale, l'aspect d'un petit ballon transparent. Cette apparence, comme on le verra plus loin, change complètement, par la digestion. On a comme la preuve que celle-ci s'accomplit, par le changement rapide que présentent les grains vitellins : leurs bords s'émoussent, ils diminuent de diamètre, on voit se former à leurs dépens et à leur contact des gouttelettes jaunâtres pendant que leur masse devient granuleuse. Le tout est bientôt rejeté [1].

Avant d'avoir achevé cette première digestion la Noctiluque peut en commencer une seconde. On voit alors des grains vitellins avec leur apparence normale à côté des grains altérés que nous venons de décrire. On peut s'assurer directement que ceux-là résultent d'une ingestion nouvelle. En général l'être ne se multiplie que quand il a rejeté tout aliment; cependant on peut voir quelque partie de celui-ci demeurer, mais c'est le cas exceptionnel (voy. fig. 4 et 9).

L'état de digestion modifie presque dès le premier moment l'apparence de l'être par l'apparition, dans tout le cytoplasme, le long des rayons qu'il forme et surtout au-dessous du test, d'un nombre considérable de très petites gouttelettes ou plutôt de grosses granulations très réfringentes qui changent complètement l'aspect de la Noctiluque [2]. Un peu plus tard on voit apparaître, dans la masse cytoplasmique, de grosses gouttelettes au voisinage du noyau. Elles ne semblent pas résulter (exclusivement tout au moins) de la coalescence des fortes granulations dont nous venons de parler, car

gavées au bout d'une heure et demie. Si les grains vitellins ont séjourné depuis plusieurs jours dans l'eau, les Noctiluques semblent ne pas vouloir les absorber et c'est par exception qu'on en trouve quelques-unes ayant pris de ces grains (19 juillet). On peut de même les gaver avec le jaune d'œuf cuit simplement écrasé dans l'eau de mer et non lavé, mais celui-ci paraît altérer l'eau plus rapidement et ne présente en conséquence que des inconvénients.

1. Déjà, au bout de vingt-quatre heures, une partie des grains vitellins digérés est rejetée et tombe au fond du vase en petites masses informes, noirâtres, mélangées de gouttelettes huileuses jaunes. Ces excréments sont rendus, semble-t-il, enveloppés dans une sorte de mucus qui se gonfle au contact de l'eau et s'étire en filaments où se voient des granulations plus ou moins réfringentes.

2. Ces Noctiluques ponctuées par l'effet de la digestion paraissent avoir été décrites comme une espèce par Busch. (Voy. plus loin l'historique.)

celles-ci subsistent alors que les gouttelettes sont apparues; elles ont une couleur saumonée spéciale et nous les désignerons par ce caractère. Elles noircissent par l'acide osmique [1].

Les Noctiluques dont le cytoplasme s'est chargé de ces gouttelettes résultant d'une digestion active, n'en sont pas moins aptes à absorber de nouveau de grandes quantités de nourriture.

LUMINOSITÉ. — On pouvait se demander ce que devient la luminosité chez la Noctiluque gavée de nourriture par le procédé que nous indiquons. — Trois petits cristallisoirs sont disposés, contenant une couche uniforme de Noctiluques avec très peu d'eau. Dans un des cristallisoirs on a ajouté du jaune d'œuf cuit simplement écrasé. Dans le second on a ajouté des grains vitellins du même jaune d'œuf, mais lavés. Le troisième ne reçoit aucune addition et doit servir de témoin. L'expérience a été disposée vers cinq heures. A neuf heures du soir on essaye la luminosité en produisant des chocs en diverses places autour du vase où sont disposés les trois cristallisoirs. Très manifestement les deux où les Noctiluques sont gavées sont plus lumineux que le troisième où les Noctiluques sont simplement dans l'eau de mer [2].

REPRODUCTION. — Les Noctiluques abondamment alimentées comme nous venons de le dire sont aptes à la reproduction, soit par scissiparie, soit par gemmiparie [3].

1. Nous n'avons pas besoin de dire que ces gouttelettes n'ont rien de commun avec les gouttelettes jaunes signalées plus haut, résultant de la décomposition des grains vitellins. Elles sont un produit direct de l'activité de la Noctiluque transformée ainsi momentanément en une sorte de cellule adipeuse. Le caractère de ces gouttelettes n'a d'ailleurs rien de spécial au mode d'alimentation que nous employions. On les retrouve, quoique rarement, sur des Noctiluques pêchées à la mer. Il semble dès lors, en raison même de cette rareté, que la plupart des Noctiluques qu'on observe sont à l'état de jeûne à peu près absolu. Il faut compter que beaucoup aussi absorbent des proies qui ne les nourrissent pas : parmi ces proies, on peut signaler les *grasseurs* (les marins désignent sous ce nom les taches huileuses d'origine détritique qu'on trouve souvent à la surface de la mer, surtout sur les lieux de pêche) et les filaments végétaux. — Sur les Noctiluques fixées par l'acide osmique et traitées ensuite par le vert de méthyle, les gouttelettes saumonées deviennent vertes ou plutôt d'un vert bleuâtre. Elles se colorent également sur les Noctiluques traitées directement par le réactif colorant.

2. Cette constatation n'a été faite qu'une fois par M. le Dr Chabry et par nous. Mais elle a été très nette. — Ce résultat, si l'on réfléchit à la desassimilation active qui doit se produire chez la Noctiluque en digestion, n'est pas contradictoire de l'opinion qui considère la luminosité des êtres marins comme rentrant dans la catégorie des phénomènes passifs de la matière organisée, annonçant — même lorsqu'ils se présentent sous l'apparence de réflexes — l'exagération d'un état *labile* tendant vers la mort de l'être et la dissociation finale de sa substance.

3. Il n'est pas douteux que les Noctiluques présentent encore d'autres modes de

Les débuts des deux modes de multiplication se ressemblent beaucoup et nous ne connaissons rien qui puisse indiquer à ce moment la nature du processus qui commence.

SEGMENTATION. — Robin a très bien vu les phénomènes généraux de la segmentation. Elle se manifeste tout d'abord : 1° par l'occlusion de la cavité buccale, 2° par l'allongement transversal de la Noctiluque, 3° par la résorption du tentacule, 4° par l'effacement des sillons antérieurs et postérieur en même temps que les fibres étendues de l'un à l'autre s'allongent jusqu'à soustendre un arc de cercle. Ces phénomènes se présentent presque simultanément et il ne paraît pas que l'ordre dans lequel ils débutent, ou dans lequel ils se succèdent, soit rigoureusement régulier. Il suffit de comparer nos figures 4 et 6 pour s'en assurer. Elles nous montrent le développement des tentacules déjà avancé sur une Noctiluque dont la segmentation a fait peu de progrès, tandis que ce développement est beaucoup moindre ou même nul sur une autre dont le dédoublement s'achève[1].

Le tentacule en général est complètement disparu avant le début de l'étranglement qui annonce la scissiparie. De même le cytoplasme (avec le noyau) peut s'être divisé en deux parts rejetées de chaque côté du plan de segmentation avant que celui-ci soit nettement accusé par un sillon. Tandis que d'autres fois une Noctiluque en forme de gourde présente sa masse cytoplasmique non partagée, et s'étendant également des deux côtés de l'étranglement commençant.

En revenant au premier cas, celui dans lequel les deux masses cytoplasmiques sont distinctes de bonne heure, on les voit se placer obliquement l'une par rapport à l'autre comme si l'être déjà double subissait une torsion de quelques degrés sur l'axe perpendiculaire au plan de segmentation. Celui-ci se confond avec le plan médian de la Noctiluque primitive. Les deux plans médians des deux Noctiluques qui en dérivent, sont au contraire perpendiculaires au pre-

reproduction. On n'oubliera pas que nous ignorons par quelle transformation la gemme redonne la Noctiluque. Nous ignorons aussi bien le cycle complet de l'individu que la variété des formes que peut offrir l'espèce.

1. L'exemple représenté fig. 6 où les deux Noctiluques, sur le point de se séparer, ne montrent pas trace de tentacule est peut-être anormal, c'est ce que semble tout au moins indiquer la dispersion inaccoutumée des gouttelettes saumonées. On pourrait encore supposer que la Noctiluque dans ce cas est appelée à subir une évolution nouvelle et à donner seulement des gemmes?

mier et dans le voisinage l'un de l'autre, mais non en continuité. On a donc ici en réalité deux êtres nouveaux qui se refont de toutes pièces. Les deux Noctiluques sur le point de se séparer n'adhèrent plus finalement l'une à l'autre que par l'extrémité de leur pôle oral.

Sur la durée de la segmentation nous nous bornerons à relater l'observation suivante : A neuf heures et demie du matin (13 juillet). des Noctiluques sont isolées, elles commencent seulement à présenter un plan de segmentation distinct. A deux heures, la segmentation est presque achevée, les Noctiluques doublées vont se séparer, elles ont leurs tentacules complètement développés.

Le cytoplasme en se partageant dans les deux êtres de nouvelle formation entraîne de part et d'autre la moitié des gouttes saumonées. Les résidus alimentaires, quand ils n'ont pas été complètement éliminés, demeurent parfois de même partagés entre les deux individus en formation.

De très bonne heure on distingue sur eux le sillon ventral. Il vient tomber de part et d'autre sur le sillon de segmentation, dérivé lui-même de l'ancien sillon ventral. Le défaut de symétrie se montre également de très bonne heure sur chaque individu en formation et alors que les deux sont encore largement unis : une des gibbosités limitant le sillon est beaucoup plus effacée, moins convexe que l'autre. (Voy. fig. 4, B.) La dent peut être déjà apparente quand le tentacule ne fait que commencer à se développer.

Nous signalerons comme cas de segmentation anormale une Noctiluque offrant la tendance à se diviser en 4. De chaque côté de l'étranglement médian à l'opposé de la bouche, dont la place est indiquée par l'accumulation du cytoplasme et des gouttes saumonées déjà partagées en deux amas, on voyait deux autres étranglements symétriques et presque aussi accusés [1].

Il nous est arrivé deux fois dans le même jour, sur des Noctiluques dont nous suivions la segmentation, d'observer le flagellum. Nous avons dit ailleurs combien ce cas était rare sur les Noctiluques à Concarneau, où nous n'avions guère vu jusque-là qu'une fois ou deux le filament vibratile. Chez les deux Noctiluques en cours de segmentation dont nous parlons, le flagellum s'est présenté sur un seulement des deux individus, l'autre n'en avait pas. Le flagellum

1. Cienkowski, *loc. cit.*, fig. 49. a représenté une Noctiluque rentrant dans le même genre de monstruosité.

était inséré sur la masse cytoplasmique accumulée contre le sillon ventral en formation.

On reconnaît d'une manière générale la Noctiluque qui vient d'être le produit d'une segmentation, à l'absence de matières alimentaires, à l'abondance des gouttes saumonées, à sa taille plus petite. Il peut même arriver que ses dimensions soient monstrueusement réduites en raison d'accidents survenus au cours de la segmentation. Ceci s'est présenté à nous sur une Noctiluque contenant encore, au moment du partage, un gros corps vitellin demeuré dans le plan de segmentation. Celle-ci se poursuivant malgré l'obstacle avait produit deux Noctiluques inégales, dont l'une extrêmement réduite.

GEMMATION. — Sur des Noctiluques mises en pâture on trouve vers le cinquième jour fort peu de Noctiluques en segmentation, on en trouve par contre un nombre assez considérable en gemmation. La présence des gouttes saumonées dans ces dernières montre d'ailleurs qu'elles dérivent bien de celles qui ont été alimentées.

Les premiers phénomènes de la gemmation, comme nous l'avons dit, sont tout d'abord assez difficiles à distinguer de ceux de la segmentation [1] : c'est le même accroissement du diamètre transversal avec un étranglement qui peut faire croire que l'être va se segmenter. Mais aussitôt une nouvelle division du cytoplasme et du noyau se dédoublant ensemble montre que c'est la gemmation qui va se produire. (Voy. fig. 8 et 9.)

La figure 8 a été faite d'après une Noctiluque vivante. Le diamètre transversal s'est allongé, les deux amas protoplasmiques chevauchent comme dans la segmentation. De plus, à la surface de l'être, au niveau ou dans le voisinage immédiat des noyaux, on distingue de fins sillons parallèles orientés par groupes dans diverses directions (fig. 8, B) : ils indiquent l'évolution ultérieure dans le sens de la gemmation.

La figure 9 correspond au stade 4. Le diamètre transversal de la Noctiluque est toujours fortement accusé et de chaque côté du sillon le noyau s'est dédoublé. D'un côté sa segmentation paraît avoir été en partie gênée par un fragment de vitellus demeuré dans le corps de l'être.

1. C'est ainsi que nous ignorons si la gemmation est précédée du retrait du tentacule ou si elle ne se produit que sur des Noctiluques dérivant d'une segmentation, au cours de laquelle le tentacule ne se serait pas développé.

Le stade 4 paraît critique en ce sens qu'à ce moment la Noctiluque reprend la forme sphérique, si elle l'a perdue, comme on vient de voir que cela se présente au moins dans un certain nombre de cas. En même temps elle offre des éminences qui en se dédoublant progressivement deviendront directement les gemmes. A partir du stade 4 également la segmentation n'est plus tout à fait régulière en ce sens que les quatre éminences n'ont plus exactement le même volume et ne se disposent pas toujours suivant une symétrie rigoureuse. Robin a donné une très bonne figure de ce stade. Les éminences offrent à leur surface des plis qu'il a très exactement représentés, et que nous venons de voir se manifester au stade 2.

Le stade 8 (fig. 10) continue d'offrir les mêmes caractères. Les éminences jumelles (dérivées d'une éminence antécédente) sont de plus en plus inégales. Comme au stade 4 elles sont couvertes de plis orientés souvent de façons différentes dans deux éminences jumelles. Ces plis n'ont point de rapport avec le sens du partage ultérieur de l'éminence, qui peut se faire dans une direction perpendiculaire ou oblique à ces plis. Ils semblent n'avoir d'autre rôle que de contribuer à une extension de la surface de l'être favorable au développement des éminences de plus en plus nombreuses qui vont se produire. On remarque en outre que les bourrelets séparés par ces plis parallèles n'occupent pas toujours le sommet des éminences, mais sont souvent latéraux, ce qui donne à celles-ci une apparence gibbeuse. Sur deux éminences voisines ils sont en général sur les faces qui se regardent, mais on doit noter qu'ils s'étendent parfois jusque sur la région avoisinante de la Noctiluque.

L'existence de ces plis est constamment en rapport avec la présence à leur niveau du même cytoplasme rosé, uniformément granuleux, dont nous avons parlé à propos du tentacule. Chaque groupe de deux éminences présente d'une manière générale la constitution suivante. Le cytoplasme en question formant les bourrelets, occupe une face d'une éminence et la face opposée de l'éminence jumelle. Sous ce cytoplasme, plus profondément, est le cytoplasme hyalin à granulations irrégulières et à gouttelettes saumonées, il contient le noyau qu'on distingue mal sur le vivant. Et au-dessous du cytoplasme hyalin qui tapisse seul le côté opposé de l'éminence, existe un prolongement de la cavité cellulaire. (Voy. fig. 10, B.)

A mesure que les gemmes se multiplient, il semble que le cytoplasme hyalin disparaisse; les gouttelettes saumonées sont rejetées

dans le liquide cavitaire où elles flottent bientôt en obéissant aux seules lois de la pesanteur. Elles en occupent le pôle zénithal, pendant que les gemmes sont au pôle nadiral de la petite sphère qui, après que les gemmes l'auront abandonnée, flottera encore quelque temps, corps inerte, puis disparaîtra.

DES PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES. — Nous avons étudié les phénomènes nucléaires chez la Noctiluque en nous servant du vert de méthyle comme du meilleur réactif pour distinguer les parties constituantes du noyau. Nous avons employé le vert de méthyle acétique soit directement, soit après fixation par l'alcool peu hydraté. La simplicité de la technique très suffisante pour le but que nous poursuivions était une raison de recourir à ce réactif.

Dans la plupart des cas, le noyau se voit nettement pendant la vie. Le carmin le colore uniformément. Nous avons depuis longtemps fait remarquer que les Noctiluques, si voisines par tant de côtés des Péridiniens, s'en distinguent cependant en ce que leur noyau à l'état vivant paraît parfaitement homogène au lieu de laisser voir une structure soit granuleuse, soit bacillaire, soit filamenteuse, comme c'est le cas ordinaire chez les Péridiniens. Gymnodinium pseudonoctiluca Pouchet sous ce rapport se rapprocherait seul des Noctiluques. Il a de plus comme ces dernières le noyau sphérique, un tentacule, etc. [1].

On ne devra pas perdre de vue qu'il existe chez la Noctiluque en particulier, en dehors du noyau, d'autres substances qui fixent avec tout autant, sinon plus d'énergie les matières colorantes dont on fait habituellement usage en histologie, le carmin, l'hématoxyline, et enfin le vert de méthyle, lequel n'est par conséquent en aucune façon un réactif spécifique d'une partie constituante quelconque du noyau. Ainsi le vert de méthyle est fixé : 1° par des granulations spéciales existant sous la cuticule, de chaque côté du sillon buccal [2] ou parois de l'atrium (Bütschli); 2° par la substance

1. Voy. *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins*, p. 44 et fig. 34 à 37 (ce Journal, 1885).

2. Les granulations que Bütschli décrit (*loc. cit.*), comme les mailles d'un réseau, se retrouvent invariablement avec le même aspect et la même étendue chez toutes les Noctiluques régulières. Elles sont de dimension très uniforme, mesurant 2 μ, espacées de deux à trois fois leur diamètre. Elles sont de plus très nettement localisées dans la région que nous indiquons et donnent lieu sur les préparations à des apparences constantes. Si la Noctiluque est vue par le profil (comme fig. 1), les granulations en

du tentacule, soit quand il commence à se développer, soit quand il finit de se résorber.

Sous l'influence du traitement par l'alcool et le vert de méthyle, le noyau des Noctiluques normales présente une constitution spéciale et qu'on retrouve toujours la même, sans que nous ayons les moyens de contrôler jusqu'à quel point elle correspond à la structure du noyau avant qu'il ait subi la coagulation rapide par l'alcool (voy. fig. 7). Il conserve sa forme sphérique, et il est en partie — pour une moitié ou les 2/3 environ de son volume — rempli d'une substance qui se colore plus ou moins par le vert de méthyle (chromatine de Flemming). Celle-ci forme une masse appliquée contre une moitié environ de la paroi nucléaire et proéminant par une surface irrégulière dans le centre du noyau, rempli pour le reste de son étendue par le suc nucléaire. Mais cette chromatine ne forme pas une masse homogène. Elle apparaît dans beaucoup de cas comme constituée par de grosses granulations sphériques mesurant environ 3/4 à 1 μ, entassées les unes sur les autres. La masse prend également par place, généralement au sommet, sous l'influence du vert de méthyle, un aspect vitreux particulier. On observe bien çà et là quelques variantes à la structure que nous décrivons, mais elles sont tout à fait exceptionnelles et s'en écartent d'ailleurs très peu.

Avec plus d'attention, on note bientôt que cet amas chromatique en forme de monticule n'a pas fixé partout avec une égale intensité le vert de méthyle. Le sommet communément offre une coloration plus vive, plus franche que la base. La constitution intime évidemment n'est pas la même. On peut admettre que la substance essentiellement colorable et qui constitue ailleurs les microsomes — on pourrait appeler cette substance *chromatoplasme* — est ici unie à une autre substance (l'hyaloplasme de Strasburger?) ne jouissant pas ou ne jouissant pas au même degré de la propriété de fixer le vert de méthyle. Nous l'appellerons *parachromatine*. Quand le noyau entre en activité, surtout pour subvenir à la production des gemmes, et que la quantité absolue de substance nucléaire augmente, le chromatoplasme paraît l'emporter de plus en plus sur la parachro-

question colorées par le vert de méthyle dessinent une sorte de triangle dont le sommet correspond à la bouche. Si la Noctiluque est vue suivant le plan du sillon ventral ces granulations dessinent la ligne même de celui-ci sur la moitié de la longueur de la Noctiluque. La couleur que prennent ces granulations par le vert de méthyle est très intense, mais d'un ton un peu différent de celui de la chromatine nucléaire.

matine, comme le montre l'intensité de coloration beaucoup plus grande dans les noyaux des gemmes que dans l'amas granuleux du noyau des Noctiluques normales.

Nous indiquerons ici seulement quelques-unes des apparences que nous ont offertes les noyaux des Noctiluques en travail de segmentation, et qui s'éloignent sensiblement des types décrits. Rappelons d'ailleurs qu'on ne trouve chez les Noctiluques en aucun cas de filament nucléaire proprement dit.

Sur une Noctiluque allongée transversalement (première phase de segmentation ou de gemmation, fig. 11), nous trouvons le noyau allongé dans le fond du sillon, formant peut-être dès ce moment deux masses parallèles, se touchant, mais distinctes, striées dans le sens de leur longueur [1]. Elles sont à contour très finement accusé, et enveloppées par le cytoplasme. Le chromatoplasme dans ce cas semble s'être étiré et occuper les extrémités de l'espèce de bissac représenté par la substance plastique du noyau.

Le second exemple (fig. 8) se rapporte à la Noctiluque que nous avons précédemment décrite comme offrant, autant qu'on en pouvait juger par les plis superficiels du cytoplasme, le stade 2 d'une gemmation. Les noyaux observés après fixation et coloration nous présentent un aspect intéressant, mais qui était malheureusement en partie masqué. Chaque noyau semble offrir aux extrémités d'un de ses diamètres deux amas de chromatoplasme reliés par une matière moins colorée disposée en fuseaux. Il semble même qu'on distingue une plaque nucléaire représentée par un plan de granules de chromatoplasme coloré comme celui des extrémités. Par places les limites des fuseaux semblent accusées par des traits extrêmement fins et rectilignes, partant de l'amas polaire pour rejoindre la plaque et qui ont assez bien l'apparence des arêtes d'un polyèdre. — Cet exemple est le seul qui se soit présenté à nous où la disposition observée se rapproche des phénomènes généralement connus de la division nucléaire; il est certain que rien de tel ne se produit au cours de la division ultérieure des gemmes.

La figure 12 est certainement celle d'une Noctiluque où commence la gemmation. L'être n'avait pas été alimenté et ne contenait point de gouttes saumonées. On distingue seulement les deux variétés

1. Comparez les figures de Robin. La striation du noyau ne devra pas être confondue avec des plis superficiels du cytoplasme qui peuvent exister au même niveau.

de cytoplasme, un cytoplasme finement granuleux interposé aux noyaux, l'autre refoulé en dehors avec ses grosses granulations. Le diamètre transversal est encore très exagéré, les deux amas cytoplasmiques séparés par l'étranglement qui a succédé au sillon longitudinal, chevauchent légèrement en raison de la torsion dont nous avons parlé. Pendant la vie, on voit les deux noyaux ovoïdes à grand axe à peu près parallèle. Après action de l'alcool et du vert de méthyle les deux noyaux paraissent offrir, comme c'est l'ordinaire, une paroi épaisse. Au premier abord on ne distingue qu'un large filament de chromatine en granulations occupant le grand axe de ces noyaux, mais avec plus d'attention on découvre que cette chromatine fortement colorée (chromatoplasme) occupe en quelque sorte la crête d'un prisme de substance moins colorée (parachromatine), appliqué par la face opposée contre la membrane nucléaire.

Sur une autre Noctiluque (fig. 13), vraisemblablement en cours de gemmation, le diamètre transversal de l'être est allongé, mais les deux amas nucléaires ne chevauchent point. Ils sont ici tous deux au niveau de l'étranglement qui a succédé au sillon longitudinal. Sur le vivant les deux noyaux sont irréguliers, prêts évidemment à se diviser. Traités par l'alcool et le vert de méthyle, chacun se montre en réalité, formé de deux noyaux accolés par une face plane contre laquelle est appliquée une masse de chromatine filamenteuse, en sorte qu'elle semble former un tout continu, mais la masse est manifestement partagée par le milieu.

La présence des gouttelettes saumonées mêlées au cytoplasme enveloppant le noyau, quand se forment les premières éminences qui donneront naissance aux gemmes à partir du stade 4, rendait très difficile dans les circonstances où nous étions placé l'étude des phénomènes nucléaires pendant cette période du développement. On constate toutefois une augmentation considérable du chromatoplasme, tant d'une manière absolue que proportionnellement à la parachromatine, qui finira par disparaître complètement.

Sur une Noctiluque en gemmation au stade 16, la composition des noyaux appartenant à chaque gemme est des plus nettes (fig. 14). Chaque noyau est constitué par une enveloppe très mince contenant à l'intérieur un épais bâtonnet de chromatine environ deux fois long comme il est large. Sa masse est loin d'occuper tout l'intérieur de l'enveloppe. Il est légèrement recourbé sur lui-même et pré-

sente une apparence fibroïde à fibres transversales. Mais ces fibres sont plus colorées sur un des bords de la masse que sur le bord opposé. Le bord coloré est celui où la courbure est rentrante. On voit manifestement la tendance du bâtonnet à se diviser en deux, parallèlement à la direction des fibres qui le constituent, c'est-à-dire transversalement par rapport à sa masse entière. Cette apparence est très nette sur certaines de nos préparations. En étudiant avec soin la constitution du bâtonnet, on retrouve, surtout dans la région composée de parachromatine, la structure granuleuse qu'elle présente habituellement. La relation de la masse chromatique avec la paroi nucléaire n'est pas aussi manifeste que chez les Noctiluques normales, où l'on voit nettement celle-là s'appuyer sur celle-ci.

Plus tard quand les gemmes ont pris la configuration un peu cordiforme (très différente de ce qu'elle sera à l'état de liberté), à l'époque où les gouttelettes saumonées flottent librement déjà dans le liquide cellulaire, chaque gemme présente en son centre un bâtonnet plus ou moins incurvé de chromatine, qui semble parfois dépasser la base de la gemme du côté de la cavité de la sphère. Dans les couples que forment ces gemmes il n'est pas rare de voir les bâtonnets se joindre par la base. Ils mesurent en général 10 μ de long sur 3 de large. Ils paraissent homogènes et se colorent beaucoup plus fortement par le vert de méthyle que ne faisait la chromatine du noyau originel.

Sur les gemmes détachées depuis quelques heures le noyau sphérique est uniquement composé de chromatine, qui se colore vivement et uniformément par le vert de méthyle (fig. 15). La parachromatine ainsi que le liquide nucléaire ont entièrement disparu. Le noyau reste composé d'une masse homogène de chromatoplasme.

DURÉE DE VIE DES NOCTILUQUES. — Les conditions de stabulation où nous pouvons conserver les êtres pélagiques n'offrent évidemment que de lointains rapports avec leurs conditions normales d'existence[1]. Il nous est impossible d'établir la durée de vie des Noctiluques; nous ne donnons qu'à titre de renseignement l'expé-

1. Pour conserver les Noctiluques, il ne faut pas que la couche qu'elles forment à la surface de l'eau soit trop épaisse. On en perd alors beaucoup jusqu'à ce que la couche n'ait plus qu'un millimètre ou deux. Dans ces conditions elles paraissent susceptibles de vivre assez longtemps en captivité pourvu qu'on renouvelle l'eau. Elles doivent sans doute se trouver dans des conditions encore meilleures, quand elles s'étalent à la surface de l'eau en un seul rang.

rience suivante. Des Noctiluques placées dans un vase d'eau de mer le 29 mai sont observées le 11 juillet, soit après quarante-deux jours. Ces Noctiluques avaient dû être fort nombreuses au début; on n'en retrouve qu'une centaine environ. Celles-ci sont à peu près sphériques, le sillon postérieur se voit à peine, le tentacule a disparu, le noyau paraît avoir diminué de volume; de même le cytoplasme est notablement réduit. Chez d'autres dont les dimensions et l'aspect général sont les mêmes, le cytoplasme est en quelque sorte remplacé par un petit amas de gouttelettes saumonées dont l'origine ne peut laisser aucun doute : ce sont certainement sinon les Noctiluques mêmes qui avaient mangé, du moins leurs dérivés directs. Elles montrent qu'après six semaines les gouttelettes adipeuses de la digestion ne sont pas résorbées. En faut-il conclure que celles-ci représenteraient un véritable produit d'excrétion destiné, comme on l'a vu, à disparaître avec la cuticule après le détachement des gemmes [1]?

ACTION D'AGENTS DIVERS. — Au cours de nos recherches nous avons eu à plusieurs reprises l'occasion de mettre des Noctiluques en présence de divers agents. Nous consignons ici les simples observations qui suivent :

Camphre. — Il tue très vite les Noctiluques.

Santonine. — Le 17 juillet au matin, on mêle de la santonine à du jaune d'œuf non lavé. L'après-midi, les Noctiluques n'ont pas absorbé de nourriture. Cependant, le 18 au matin, elles paraissent en bon état. On les change d'eau et on les met de nouveau en présence de la nourriture. Le 19 au soir, elles ont disparu, sont mortes et coulées.

Oxygène. — Nous avons mis des Noctiluques au contact d'une atmosphère d'oxygène pendant vingt-quatre heures et nous les avons ensuite alimentées. Elles ont absorbé les grains vitellins comme à l'ordinaire et ne semblent d'ailleurs incommodées en rien. Mais il ne paraît plus en être de même si le contact de

1. Dans l'état où se présentent ces Noctiluques privées des moyens d'absorber la nourriture, il semble que des conditions de température seules pourraient désormais intervenir pour en modifier ou en activer la vitalité; il est même peu probable qu'il en puisse être ainsi. Ces Noctiluques doivent être considérées sans doute comme terminant leur existence. — Sur des Noctiluques pêchées à la mer le 4 janvier en baie de Concarneau on constate un degré avancé de dégénérescence ou d'altération. Les noyaux sont mal visibles. Traités comme pour l'étude ordinaire, ils laissent voir la chromatine en amas irrégulier, granuleux. Quelquefois la membrane nucléaire paraît avoir en partie disparu ; dans un cas de ce genre où la chromatine était de plus bien colorée, elle semblait rappeler la disposition en bâtonnet du début d'une segmentation (voy. fig. 15).

l'oxygène est prolongé. Nous maintenons des Noctiluques au contact de l'oxygène du 1er au 5 juin. Au bout de ce temps il n'en restait que fort peu encore vivantes. On met fin à l'expérience et on vérifie que l'atmosphère d'oxygène n'a rien perdu de ses qualités. Examinées, les Noctiluques sont à jeun et ne présentent rien de particulier, peut-être une coloration un peu plus foncée. On les met avec la nourriture (5 juin au soir). On les laisse ainsi 24 heures. Au bout de ce temps, la plupart n'ont pris aucune nourriture et n'en prennent pas davantage le lendemain. On dirait que le contact prolongé de l'oxygène a paralysé leur faculté digestive. Ces Noctiluques semblent aussi n'avoir que des mouvements très lents de leur tentacule; c'est d'ailleurs le cas général quand elles sont à jeun.

Acide carbonique. — Des Noctiluques à jeun conservées depuis deux ou trois jours dans le laboratoire ont été mises sous un grand tube à essai rempli d'acide carbonique et plongeant dans un vase plus large. Vingt-quatre heures après, rien ne montre qu'elles aient souffert ou qu'elles se soient modifiées au contact de l'acide carbonique.

Brun Bismarck. — Un cas d'absorption très intéressant que présentent les Noctiluques, est celui du brun Bismark maintenu neutre par le contact de la craie. Nous avons fait cette expérience sur l'avis de notre assistant M. Fabre-Domergue. Les Noctiluques absorbent ce brun avec une grande énergie, en sorte qu'elles apparaissent bientôt comme de petits ballons fortement colorés au milieu du liquide redevenu complètement incolore [1]. L'être ne paraît pas d'ailleurs souffrir de cette absorption et continue d'agiter son tentacule [2]. L'absorption est d'ailleurs uniforme et la Noctiluque est partout également colorée. Chez quelques-unes il semble qu'on voie des granules de matière colorante concrète dans le cytoplasme. L'être apparaît, ainsi que nous l'avons dit, comme un ballon brun flottant, mais toutes les Noctiluques ne sont pas de teinte uniforme. Elles ont absorbé plus ou moins de brun et sont de nuance très inégale, sans que nous ayons pu déterminer la cause de ces différences. Des Noctiluques mises dans une solution très faible de brun Bismark, le 21 juillet, sont colorées dès le soir. Le 22 au

1. Les Noctiluques en effet jouissent dans cette circonstance d'une action élective. La même solution est mise en égale quantité dans deux vases; dans un des deux vases on ajoute des Noctiluques; le lendemain, l'eau de ce vase est décolorée, l'eau du vase témoin a conservé sa coloration.

2. Cette remarque s'applique aux Noctiluques en bon état et qui viennent d'être pêchées.

matin, on change l'eau; on la change à six heures du soir, les Noctiluques paraissent toujours dans de bonnes conditions, et ne se décolorent que très lentement les jours suivants. — Des Noctiluques colorées le 24 juillet sont mises le 27 en présence de nourriture et l'absorbent. Le 31, on en trouve une en gemmation.

HISTORIQUE. — Les indications suivantes ne se rapportent qu'à un certain nombre de faits que nos observations contredisent ou rendent douteux.

1851. W. Busch, *Beobachtungen über Anatomie und Entwickelung einiger wirbellosen Seethiere*, décrit des Noctiluques trouvées par lui en 1849 dans le port de Malaga, couvertes de très petites granulations pigmentaires, et en fait l'espèce *punctata* (p. 103). — Ce sont, selon toute vraisemblance, des individus en digestion.

1868. Dönitz, *Ueber nocticula miliaris* Sur. (*Arch. f. Anat. u. Phys.* de Du Bois-Raymond, t. X.), a probablement vu les mues des Noctiluques et prend leur test (die Schale) pour un produit de sécrétion de la substance contractile.

1878. De même, pour Vignal, *Recherches histologiques et physiologiques sur les Noctiluques* (*Arch. de physiologie*, juillet-août), la membrane développée n'est qu'une protection et un soutien formé probablement d'une matière « sécrétée par le protoplasma ».

En 1885, Bütschli, *Einige Bemerkugen über gewisse Organisationverhältnisse der Cilioflagellaten und der Noctiluca* (*Morphologisches Jahrbuch*), conteste le rapprochement que nous avons tenté d'établir entre les Noctiluques et les Péridiniens, mais l'inégalité des deux gibbosités antérieures lui échappe. Bütschli cherche un argument dans l'absence chez la Noctiluque d'un test comparable à celui des Péridiniens et en cela il a raison, mais on ne perdra pas de vue que les Gymnodinium, parmi les Péridiniens, n'en offrent pas davantage.

Bütschli conteste l'existence du stylet (Staborgan) décrit par certains auteurs et rapporte à la description qu'on en a donnée le système de fibres sur lequel il appelle le premier l'attention, entre les deux sillons antérieur et postérieur. Mais il ne se rend pas mieux compte que ses prédécesseurs de la disposition des parties. Nous citons : « Es wird also das ganze Staborgan von nichts anderem « gebildet, als von den nach dem Atrium zu divergirenden und « davon weg allmählich zusammenfliessenden Ansatzstellen der « beschriebenen Plasmafäden an der Oberflache. Es gelingt auch

« in keiner Weise an dem Staborgan eine besondere membranöse « Verdickung oder dergleichen nachzuweisen... » Il faut n'avoir jamais vu les Noctiluques rétractées figurées depuis longtemps par divers auteurs et par nous-même (voy. ce Journal, 1889, p. 437) pour méconnaître l'épaississement cuticulaire du fond du sillon dorsal, à tort décrit comme stylet.

Explication de la planche IV.

L'objet ayant des dimensions connues, nous n'avons pas cru nécessaire de marquer le grossissement pour chaque figure.

Fig. 1. — A. Noctiluque vue de profil. La ligne de contour *abcdefg* correspond au plan médian de la Noctiluque, *abc* au sillon postérieur, *cde* à l'excavation buccale, *f* à l'excavation au fond de laquelle est inséré le tentacule, *gh* à la gibbosité postérieure. La gibbosité droite, moins développée que la gauche, laisse voir sur celle-ci la dent. Les parois de l'excavation buccale (atrium de Bütschli) sont tapissées sur les deux faces de fines granulations se colorant fortement par le vert de méthyle. Entre le sillon postérieur et l'atrium se voient les fibres spéciales signalées par Bütschli. — B. Tentacule en cours de résorption. — C. Tentacule en cours de résorption plus avancée.

Fig. 2. — Noctiluque venant de rejeter une portion de son enveloppe sous forme de cuticule.

Fig. 3. — Emplacement de la bouche et tentacule rudimentaire logé dans un sillon élargi, tels qu'ils se présentent parfois. On distingue les deux sortes de cytoplasme : 1° le cytoplasme à fines granulations (formatif) formant le tentacule et derrière lequel on aperçoit le noyau; 2° le cytoplasme hyalin (nutritif) à grosses granulations. On distingue également le flagellum couché dans le sillon entre la lèvre droite et le tentacule.

Fig. 4. — A. Noctiluque en cours de segmentation. Contrairement à l'ordinaire, un grain de jaune d'œuf n'a pas été rejeté. Les gouttes saumonées sont groupées de part et d'autre dans le cytoplasme des deux individus en formation. Les tentacules commencent à apparaître aux dépens du cytoplasme granuleux; un seul est visible en raison de la torsion des deux individus; sur chacun d'eux l'asymétrie des deux gibbosités antérieures s'annonce déjà, un des côtés du sillon ventral en formation proéminant beaucoup plus que l'autre. — B. Portion de la même Noctiluque vue à un plus fort grossissement. — C. Autre Noctiluque dont la segmentation est presque achevée.

Fig. 5. — Autre cas de segmentation aussi avancé que le précédent bien que les tentacules soient moins développés.

Fig. 6. — Autre cas de segmentation : les sillons ventraux sont visibles, mais il n'y a pas de traces de tentacules. On remarquera la dispersion des gouttelettes saumonées, qui est peut-être anormale.

Fig. 7. — Noyaux normaux après traitement par l'alcool et le vert de méthyle.

Fig. 8. — A. Noctiluque en cours de gemmation, stade 2. On juge que c'est la gemmation qui est en cours ici, par la présence de sillons superficiels au niveau du cytoplasme. — B. Les sillons de la surface à un plus fort grossissement. — C. Un des deux noyaux de la même après traitement par l'alcool et le vert de méthyle.

Fig. 9. — Gemmation, stade 4. Le processus paraît avoir été contrarié d'un côté par un fragment d'aliment qui n'a point été rejeté.

Fig. 10. — A. Gemmation, stade 8, à un plus fort grossissement, montrant la disposition dans les éminences du cytoplasme formatif et du cytoplasme nutritif. On ne voit pas les noyaux. — B. Coupe optique d'une des éminences, montrant la disposition réciproque du cytoplasme formatif en bourrelets séparés par des sillons et du cytoplasme nutritif tapissant la cavité cellulaire se prolongeant sous l'éminence. — C. Bourrelets et sillons de deux éminences.

Fig. 11. — A. Noctiluque en segmentation (?) remarquable par sa forme très allongée, traitée par l'alcool et le vert de méthyle. — B. Noyau de la même à un plus fort grossissement.

Fig. 12. — A. Noctiluque en segmentation traitée par l'alcool et le vert de méthyle. — B. Les noyaux à un plus fort grossissement. — C. Un des mêmes vu dans le sens du grand axe.

Fig. 13. — A. Noctiluque en gemmation. — B. Les noyaux de la même traités par l'alcool et le vert de méthyle.

Fig. 14. — Noyaux d'une Noctiluque en gemmation, stade 16, traités par l'alcool et le vert de méthyle.

Fig. 15. — Noyaux de Noctiluques pêchées l'hiver (janvier); la paroi nucléaire semble sur certains avoir en partie disparu.

Fig. 16. — Gemme libre avec son noyau complètement homogène, coloré par l'alcool et le vert de méthyle.

SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION

DE LA

RÉGION ANO-GÉNITALE DES MAMMIFÈRES

Par le Dr Éd. RETTERER

Docteur ès sciences naturelles,
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

(*Planches V et VI.*)

Au commencement de l'année 1886, mon maître M. Mathias Duval a appelé, dans des conversations de laboratoire, mon attention sur l'intérêt qu'il y aurait à faire l'étude comparative du développement et de la structure des organes génitaux externes des mammifères [1]. On sait les variétés de forme et de constitution qu'offrent ces organes dans ce groupe. D'autre part, M. Hertwig note dans son *Traité d'embryologie* (p. 229) que le développement comparé de la partie terminale du tube digestif réclame de nouvelles études.

Depuis cette époque, je n'ai cessé de rassembler des matériaux et d'examiner, sous divers points de vue, les organes génitaux externes des mammifères. J'ai résumé dans plusieurs notes [2] à la *Société de biologie*, les résultats préliminaires de ces recherches, sans que j'aie eu le temps de publier, en un travail d'ensemble, les preuves de mes assertions. Pendant ce temps, mon ami le professeur Tourneux a fait paraître deux beaux mémoires sur le même sujet et, grâce à sa belle collection d'embryons humains, il a pu

1. Je profite de l'occasion pour remercier M. M. Duval de l'intérêt avec lequel il a bien voulu suivre la préparation de ce travail.

2. *Comptes rendus de la Société de biologie*, séances du 2 avril, du 25 juin, du 2 juillet, du 23 juillet, du 26 novembre 1887.

élucider divers points obscurs du développement des organes génitaux externes dans l'espèce humaine qui, à tous les égards, nous offre l'intérêt le plus direct. Cependant l'homme ne faisant pas exception aux lois générales d'organisation, il est préférable, au point de vue pratique, de s'adresser aux embryons des mammifères, qu'il est facile de se procurer dans de bonnes conditions de conservation et à tous les stades de développement. Je pense donc faire œuvre utile en publiant les résultats de mes recherches, quoiqu'ils s'éloignent sous bien des rapports de ceux de mes prédécesseurs. C'est seulement à force de considérer un organe, poursuivi chez diverses espèces, sous les aspects les plus variés, et à l'étudier d'après des procédés multiples, qu'on arrive à se faire une idée plus claire et plus simple de sa nature.

I. — Cloisonnement du cloaque.

Mon intention n'est pas de rechercher et d'exposer le développement initial du cloaque, mais de faire connaître les transformations et la destinée de cette cavité chez les embryons de porc, de mouton et de lapin. Il est vrai que je résumerai, à l'occasion, l'origine de cet organe, une fois que nous aurons fait connaissance avec sa constitution.

Procédés d'investigation. — Les embryons qui ont servi à mes recherches ont été fixés la plupart dans le liquide de Kleinenberg, quelques-uns dans l'alcool seul ou le liquide de Muller. Bien que l'inclusion dans la paraffine m'ait donné des coupes fines et où les éléments étaient maintenus en place, j'ai bientôt abandonné la paraffine et le microtome oscillant. En effet, fait capital dans l'étude du cloaque et de l'éminence cloacale, il faut combiner le maintien des organes et des éléments dans leurs rapports naturels avec une orientation convenable, selon le sens dans lequel on veut débiter l'embryon. Je suis arrivé à ce double résultat en me servant du collodion selon la méthode de M. Mathias Duval [1]. J'ai employé de préférence le carmin aluné pour colorer les coupes.

Nous commencerons cette étude par l'examen des coupes longitudinales.

1. *Atlas d'embryologie.*

La figure 1 représente une section sagittale de l'extrémité inférieure d'un embryon de porc long de 1 centimètre. La durée de la gestation de la truie est de dix-sept semaines, et l'âge de l'embryon de porc de 1 centimètre de long correspond au début de la troisième semaine environ de la vie intra-utérine. Malgré les nombreuses sections sagittales que j'ai faites, je n'ai pas obtenu une seule fois toutes les parties réunies sur la même coupe, comme c'est figuré dans le dessin. En effet, l'extrémité inférieure des embryons de mammifères de cette taille ne se continue pas en ligne droite avec l'axe du corps : outre la courbure caudale, à concavité antérieure, l'extrémité inférieure subit une torsion autour de l'axe, de telle sorte qu'il est presque impossible d'avoir dans une même coupe longitudinale les divers organes qui s'y trouvent. La figure 1 est la réunion des vues que figurent quatre coupes sériées et successives d'un même embryon. Ces réserves faites, voici les organes que contient l'extrémité inférieure [1] de l'embryon de porc à ce stade : à droite, on aperçoit la série des prévertébrés des régions sacrée et caudale (*pr*); au-devant de celles-ci, une couche de tissu mésodermique qui présente un épaississement (*ecl*), au niveau de la base de la queue (*cau*). Dans cette éminence se trouve contenue une cavité, qui est le cloaque (*cl*). A la portion supérieure et dorsale du cloaque aboutit la terminaison du tube digestif primitif (*i*), et de son extrémité supérieure et ventrale part un conduit (*pal*), le pédicule de l'allantoïde.

Il est facile de voir que la partie inférieure du cloaque offre également deux prolongements épithéliaux : le dorsal (*ip*) n'est que la continuation du tube digestif primitif et il se termine en cul-de-sac avant d'atteindre la dépression de l'ectoderme (*ds*). Ce prolongement dorsal est donc l'extrémité inférieure de l'intestin entodermique, désignée par divers auteurs sous le nom d'*intestin caudal*, et qu'il vaut mieux appeler intestin *post-anal*.

Le prolongement, situé du côté ventral (*cc*) par rapport à ce dernier, représente un tractus épithélial plein, qui s'étend de la cavité du cloaque jusqu'au feuillet ectodermique; nous l'appellerons le *conduit cloacal* (*cc*). Nous attirons surtout l'attention du lecteur sur

1. L'embryon est supposé, dans tout le travail, placé verticalement : de cette façon, les expressions de *supérieur* ou d'*inférieur* sont employées dans le même sens qu'en anatomie humaine; celles d'*antérieur* et de *postérieur* seront synonymes de *ventral* et *dorsal*.

la couche mésodermique (*ecl*) située du côté supéro-ventral et du côté inféro-dorsal du conduit cloacal et revêtue, en haut, de la couche épithéliale de la cavité cloacale, et, en bas, du feuillet corné. C'est elle qui forme essentiellement l'*éminence cloacale* (*ecl*) constituant la limite inférieure du cloaque et traversée par le conduit cloacal (*cc*). Sa face inférieure se continue inférieurement avec la face ventrale de la queue; mais, en avant et en haut, le feuillet fibro-cutané (*fc*) revêtu de l'ectoderme se réfléchit en bas en formant un coude : il résulte de cette disposition une dépression (*ds*) que M. Mathias Duval [1] a le premier, que je sache, appelée *dépression sous-caudale* (*ds*). C'est le recessus de Mihalcovics. Nous n'avons pas à suivre ce feuillet fibro-cutané du côté ventral, ni le prolongement du pédicule de l'allantoïde (*pal*) dans son intérieur; disons seulement que c'est ce feuillet fibro-cutané, formant à cette époque la paroi antérieure de la dépression sous-caudale, qui constituera plus tard la paroi ventrale de l'extrémité inférieure de l'embryon.

Enfin nous voyons, au-dessus de la cavité cloacale, un repli (*ure*) faire saillie dans la partie supérieure du cloaque et former à ce niveau un pont de séparation entre l'intestin et le pédicule de l'allantoïde : c'est le *repli cloacal moyen* (*éperon périnéal* des auteurs). Un peu plus haut, nous apercevons un espace (*ccp*) qui divise le tissu mésodermique de ce repli moyen en deux lames, jusqu'à une certaine distance de la pointe de ce même repli : c'est l'extrémité inférieure de la cavité pleuro-péritonéale.

Tels sont les organes qui sont situés au niveau de la région cloacale et tels qu'on les voit sur plusieurs sections sagittales consécutives. Mais il y en a d'autres qui aboutissent déjà à cette époque dans la cavité du cloaque. La figure 2 représente une section faite selon la flèche 2 (fig. 1), c'est-à-dire parallèle à l'axe du conduit cloacal, transversale, et passant par suite obliquement par l'éminence cloacale. Elle montre les deux lames mésodermiques qui forment la paroi latérale du conduit cloacal (*rcl*) : ce sont les *lames* ou *replis cloacaux latéraux*.

L'embryon, auquel appartiennent les coupes 2 et 3, provenait de la même portée que celui de la figure 1, mais il n'avait que 8 millimètres de long. La figure 2 montre qu'au-dessous du point où est coupé l'intestin (*i*), le cloaque présente, de chaque côté, une

1. *Origine de l'allantoïde chez le poulet*. Paris, 1877.

corne creuse où vient se jeter un conduit, qui est le canal de Wolff (*cW*). Sur la figure 3, coupe qui suit immédiatement par en bas la précédente dans la série, on assiste à la terminaison de l'intestin (*i*) dans le cloaque et on voit l'origine du pédicule de l'allantoïde (*pal*).

Ces coupes établissent en outre que l'intestin primitif possède à cette époque des parois complètes jusqu'au niveau de la cavité cloacale. De plus, les figures 2 et 3 nous montrent que le mésoderme du feuillet fibro-cutané (*fc*) qui limite du côté ventral la dépression sous-caudale (*ds*) est divisé par une fente (*cp*) en deux lames, l'une faisant partie du feuillet fibro-cutané, et l'autre revêtant l'entoderme du pédicule de l'allantoïde.

Le grossissement étant un peu plus fort, on distingue dans le cloaque une cavité bien nette, s'ouvrant au dehors, non pas par une fissure [1], mais un conduit plein long de 0 mm. 4 environ. La largeur du conduit n'est que de 0 mm. 06; par suite, le revêtement épithélial atteint une épaisseur de 0 mm. 03 et se continue superficiellement avec l'ectoderme qui n'a à cette époque qu'une hauteur de 0 mm. 015. Ajoutons encore que l'épithélium du rectum formant également un conduit plein est de 0 mm. 04. L'épithélium du cloaque est formé d'une seule rangée de cellules un peu plus hautes que larges; mais en approchant du conduit cloacal, les cellules constituent plusieurs rangées qui comblent la lumière du canal.

Les stades, qui correspondent sur l'embryon de lapin à ce que nous venons d'étudier sur le porc, nous sont donnés par des embryons parvenus au douzième et treizième jour de la vie intra-utérine (à compter à partir du moment du coït). La longueur de ces embryons de lapin est également de 8 à 10 millimètres. Sur un embryon du treizième jour, l'extrémité inférieure du lapin a l'aspect figuré sur la planche V (fig. 21) : je répète ici ce que j'ai dit plus haut qu'en raison de la torsion sur l'axe longitudinal, il est presque impossible d'obtenir sur une coupe la connexion des organes, telle qu'on la voit sur la figure. Aussi celle-ci ne fait-elle que reproduire les détails de plusieurs coupes successives. Ceci bien entendu, on voit qu'au treizième jour, l'éminence cloacale (*ecl*) forme déjà une saillie assez prononcée, haute de 0 mm. 2, et proéminant dans la dépression sous-caudale (*ds*). Elle divise ainsi cette

1. C'est pour cela que j'ai adopté l'expression de conduit au lieu de fissure employée par certains auteurs, *Mihalcovics, par exemple.*

dernière en une portion ventrale et antérieure (*dsa*) qui se relèvera de plus en plus, à mesure que la paroi abdominale se constitue, et en une portion postérieure (*ds*), limitée d'une part par la face antérieure de la queue, et d'autre part par la face inférieure de l'éminence cloacale. Dans la suite, lorsqu'il s'agira de dépression sous-caudale, nous n'entendrons parler que de cette dernière portion (*ds*). Ici le conduit cloacal (*cc*) est également, comme sur le porc, un tractus plein de cellules épithéliales; sa longueur est de 0 mm. 2. La dépression sous-caudale (*ds*) a à peu près la même profondeur; elle est de 0 mm. 3. On aperçoit également, dans la racine de l'appendice caudal, le diverticule postérieur de la cavité du cloaque (*ip*). Dans le plafond de la cavité du cloaque vient faire saillie, entre l'intestin (*i*) et le pédicule de l'allantoïde, la pointe du repli moyen du cloaque (*ure*). La hauteur de ce repli, à partir du cul-de-sac inférieur de la cavité pleuro-péritonéale jusqu'au cloaque, est déjà de 0 mm. 16. Notons encore la présence de nombreux vaisseaux sanguins devant les prévertèbres.

Examinons ensuite une section longitudinale d'un embryon de lapin de quatorze jours, et portant sur la même région. La figure 22 représente une coupe semblable, au même grossissement que la précédente. Elle montre que la dépression sous-caudale (*ds*), l'éminence cloacale (*ecl*) et le conduit cloacal se sont allongés de moitié, et le diverticule postérieur de la cavité cloacale a disparu. On voit que ces diverses parties ont augmenté de dimensions à peu près au même degré. Il n'en est plus de même du repli cloacal moyen (*ure*) : de 0 mm. 16, il a atteint 0 mm. 5; sa hauteur a triplé et sa pointe terminale est arrivée presque au niveau du fond de la dépression sous-caudale (*ds*).

Le lapin du quinzième jour (planche VI, fig. 28), offre des dimensions encore plus notables de tous les organes qui aboutissent à l'éminence cloacale; je n'y insiste pas, la comparaison des dessins le fait mieux concevoir que des paroles.

Le changement le plus important qui se soit produit du quatorzième au quinzième jour consiste dans les rapports de la pointe inférieure du repli cloacal moyen : au lieu d'être au niveau du plafond de la dépression sous-caudale, il s'est porté en avant et le dépasse de beaucoup. De plus, les cellules épithéliales qui tapissent cette pointe du repli moyen, aussi bien en arrière qu'en bas et en avant, forment une lame qui se continue sous l'éminence cloacale,

en s'amincissant, il est vrai, au fur et à mesure qu'elle s'approche du bout terminal de cette dernière. Cette lame épithéliale (*lu*) remplit et comble un sillon qui parcourt toute sa face inférieure : c'est le *sillon cloacal.*

Il me parait intéressant de rapprocher de ce stade la figure 34, qui représente une section sagittale de l'extrémité inférieure d'un embryon de porc, long de 1 cm. 8. Les mêmes lettres se rapportant aux mêmes organes, je m'abstiens de la description détaillée. La comparaison de ce stade avec celui des embryons de lapin, semble indiquer que les phénomènes évolutifs sont les mêmes, bien que je n'aie pu me procurer les stades successifs d'un jour à l'autre, comme sur le lapin.

Enfin, je passe à la figure 47 de la planche VII : c'est la section sagittale d'un embryon de lapin au seizième jour (après le coït). Ici on ne reconnaît plus l'état embryonnaire des organes génito-urinaires et digestifs : celui-ci a, en effet, disparu pour faire place à un stade morphologique voisin de l'état adulte. La dépression sous-caudale (*ds*) se caractérise par une fente très haute, tapissée d'un revêtement épithélial peu épais; ce dernier n'est que de 0 mm. 012, comme le feuillet ectodermique du reste du corps. Le point d'abouchement de la portion terminale du tube digestif (*r*) est bien visible, grâce à l'épaississement de l'épithélium formant un cordon cellulaire trois à quatre fois plus large. Sur la face ventrale du rectum et de la dépression sous-caudale, on observe une lame mésodermique, qui a séparé définitivement le tractus digestif du canal génito-urinaire. Les rapports indiquent que cette lame n'est que la suite du repli cloacal moyen, qui s'est abaissé et dont la pointe constitue, à l'heure qu'il est, le périnée (*p*) rudimentaire. Enfin, au-dessous et en avant du périnée existe une lame épithéliale (*lu*) qui occupe toute la longueur du tubercule génital (*tg*) et dont la face dorsale est en contact avec l'ectoderme qui revêt la face ventrale de l'appendice caudal.

Notons encore la présence du canal de l'urèthre (*ur*), revêtu d'un épithélium ayant un diamètre de 0 mm. 04 à 0 mm. 08, selon les régions. Il semble presque inutile d'ajouter que l'extrémité supérieure du canal de l'urèthre se continue avec le pédicule de l'allantoïde.

Tels sont les faits que nous font connaître les sections sagittales de l'extrémité inférieure des embryons de lapin et de porc. Les

mêmes phénomènes s'observent sur les embryons de mouton aux stades correspondants; les belles figures annexées au mémoire de M. Tourneux en font foi.

L'étude préalable de ces coupes nous enseigne que le cloaque des mammifères, c'est-à-dire la cavité commune à l'intestin et aux organes génito-urinaires, s'est divisé en deux canaux distincts, de façon à amener une séparation complète du tractus intestinal et du conduit uro-génital. Elle nous permet également de comprendre les diverses opinions qui ont eu cours dans la science sur la manière dont se fait cette division. En effet, si l'on est bien d'accord aujourd'hui sur les faits que je viens de décrire, il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de déterminer : 1° le processus même qui préside à la division du cloaque; 2° le mode de formation du périnée, d'une part; de l'extrémité toute terminale du tube digestif ou région anale, d'autre part.

Historique. — Parvenu à ce point de cette étude, il me semble opportun de donner l'aperçu historique de la façon dont on explique le cloisonnement du cloaque. En tête de ce chapitre mérite à tous égards de figurer la théorie que Rathke, le premier, en 1830 déjà, a émise sur la division de cette cavité chez les mammifères. Il est presque superflu de rappeler qu'à cette époque, les examens en surface constituaient le seul procédé d'investigation des embryologistes. J'ajoute que, malgré ces moyens limités, Rathke est arrivé à des résultats qui, comme nous verrons plus loin, ont droit à notre admiration. Or, voici comment s'effectuerait, selon cet auteur [1], le cloisonnement du cloaque :

L'angle ou le pli (*urc*) que forme la paroi inférieure (ventrale) de l'intestin (chez les ruminants et le porc) à l'endroit où il se continue avec la paroi supérieure (dorsale) du canal urinaire s'élargit, c'est-à-dire s'allonge de plus en plus en arrière. Simultanément les parois latérales du cloaque forment deux plis qui s'allongent et se réunissent au pli précédent. Ceci se passe dans la portion supérieure du cloaque; quant à sa portion inférieure, les lèvres de l'orifice cloacal ou cutané se rapprochent l'une de l'autre et se joignent de la même façon sur la ligne médiane pour donner naissance au périnée. C'est ainsi que la cloison cloacale et le périnée séparent le cloaque en deux canaux : l'un, dorsal, qui est la terminaison du tube digestif, et l'autre, ventral, qui est le conduit uro-génital.

Pendant près de quarante ans, la description de Rathke a été enseignée et reproduite dans tous les livres classiques. Cependant on a continué à attacher de moins en moins d'importance aux plis latéraux. Ceci tient, à ce

1. H. Rathke, *Entwicklungsgeschichte*, 1832-1833. (*Geschlechswerkzeuge der Saügethiere*, p. 57 et 63.)

qu'il me semble, aux procédés d'étude qui ont prévalu de plus en plus dans les sciences anatomiques et histologiques.

La méthode des coupes permettait, en effet, d'examiner les organes si délicats des embryons à un grossissement plus fort et d'étudier les éléments mêmes qui concourent à la formation des parois du cloaque et de la cloison uréthro-rectale. La comparaison des sections longitudinales, représentées sur les figures 1, 21, 22, 28 et 34, montre que, sur les embryons de plus en plus âgés, la pointe de la cloison cloacale s'avance de plus en plus dans l'intérieur de la cavité cloacale; puis elle arrive dans le conduit cloacal même, et enfin elle fait saillie au niveau de la dépression sous-caudale. En s'accroissant ainsi, elle finit par diviser tout le cloaque en un canal dorsal, continu au tube digestif, et en un canal antérieur (*sinus uro-génital*) qui continue à recevoir les conduits de Wolff.

Tels sont les aspects qui ont fait écrire à Kölliker (*Embryologie*, trad. franç., p. 882) en parlant du lapin :

« Du douzième au quatorzième jour, la partie caudale de l'intestin disparaît tout entier, et en même temps le repli ou bourrelet (entre l'intestin et le sinus uro-génital) se dessine davantage; si bien qu'au quatorzième jour il arrive jusque près de l'orifice du cloaque en partageant en deux, par une cloison transversale, cet orifice primitivement unique. Du quatorzième au seizième jour, la saillie que fait ce repli a atteint son entier développement, et simultanément deux replis génitaux nés sur les côtés de la partie antérieure du cloaque, viennent à se réunir à ce repli transverse pour constituer le périnée. »

C'est parce que le repli moyen prend part à la formation du périnée que Kölliker lui donne le nom d'*éperon périnéal.* En parlant du fœtus humain (*loc. cit.*, p. 1040), Kölliker ajoute : « Au milieu du troisième mois environ, l'orifice du cloaque se divise pour former les deux orifices anal et uro-génital par un processus encore mal connu. » Plus loin : « Il paraîtrait que chez le lapin la croissance du repli périnéal produirait la division du cloaque, ce qui n'est pas nécessairement applicable à l'homme. »

G. v. Mihalcovics [1] figure et décrit de même l'allongement de l'éperon périnéal qui, en s'abaissant de la sorte, produit ainsi la séparation du rectum et du sinus uro-génital. Il est d'une haute importance, au point de vue où nous nous plaçons, de faire remarquer que Mihalcovics figure, sur quatre dessins schématiques, représentant des sections longitudinales, les diverses phases par lesquelles passent le cloaque et l'éperon périnéal. En effet, le grand défaut de ces figures est de donner comme des canaux creux dans toute leur longueur, le conduit rectal et le sinus uro-génital. On croirait voir un large hiatus contourner la face antérieure, la pointe et la face postérieure du repli cloacal moyen pour aller s'ouvrir largement dans la dépression sous-caudale.

Nos figures, dessinées sur des pièces où toutes les parties ont été main-

1. *Entwick. der Harn u. Geschlechsapparates der Amnioten.* (*Journal internat. mensuel d'anat. et d'histol.*, t. II, fasc. 7, 1885, p. 309.)

tenues en place, montrent combien ces dessins schématiques sont peu propres à donner une idée exacte des choses.

C'est le mérite du professeur Tourneux d'avoir mis ce fait en lumière, dans deux mémoires récents et de la plus haute importance, le premier [1] concernant le mouton et le second [2] ayant trait au porc et à l'homme.

Voici comment le cloisonnement du cloaque s'effectuerait selon les travaux de cet auteur : disons d'abord qu'il donne le nom de bouchon cloacal à l'amas de cellules épithéliales qui remplissent et semblent boucher le conduit cloacal. Avec l'âge, ce bouchon s'accroît en épaisseur, et cet accroissement, joint à celui de l'éperon périnéal, entraîne un rétrécissement progressif de la cavité cloacale. Plus tard, celle-ci s'oblitère par soudure du bouchon cloacal avec la face antérieure de l'éperon périnéal. Enfin, l'épaississement du bord inférieur du repli périnéal provoque la disjonction du rectum et du bouchon cloacal. La cavité du cloaque se divise donc en deux conduits distincts grâce au processus suivant : « l'extrémité cloacale du rectum se rapproche de la dépression sous-caudale, sous l'influence du mouvement d'abaissement du repli périnéal qui sépare le rectum de l'allantoïde, combiné peut-être avec un mouvement en sens opposé de la surface cutanée, au niveau de la dépression sous-caudale. »

Précisant davantage encore à l'article VULVE (*Dictionnaire encyclop. d. Sc. méd.*, p. 791), MM. Tourneux et Herrmann déclarent infirmée par les observations l'opinion classique d'après laquelle le mode de cloisonnement vertical du cloaque se ferait par abaissement de l'éperon périnéal avec ou sans participation des plis latéraux de Rathke.

Enfin dans une communication toute récente (*Soc. de biologie*, 8 février 1890), M. Tourneux divise en deux phases distinctes la descente du repli périnéal : 1° abaissement de l'éperon à l'intérieur de la cavité cloacale; 2° glissement de l'anse cloacale le long du bouchon cloacal.

Ces résultats sont fondés, M. Tourneux le dit expressément, surtout sur l'examen des coupes longitudinales, tant sagittales que frontales.

Les coupes sagittales que nous avons appris à connaître concordent donc en partie avec les données de Kölliker et de Mihalcovics, en partie avec celles de Tourneux : elles nous enseignent que la cavité cloacale se divise en deux conduits grâce à l'allongement progressif du repli cloacal moyen, et peut-être à la part active que joue l'épithélium du conduit cloacal. L'opinion de Rathke se trouve donc confirmée, pour ce qui concerne le but final, par les résultats fournis par les procédés d'étude plus précis de l'époque actuelle. Quant aux plis latéraux du cloaque de cet auteur, les uns

1. *Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus* (ce journal, 1888).

2. *Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le fœtus humain, etc.* (ce journal, 1889).

les passent sous silence, tandis les autres en nient expressément l'existence. Ceci s'explique aisément si l'on considère que les coupes sagittales sont incapables de montrer trace de ces replis latéraux et verticaux, que Rathke prétend cependant avoir vus en examinant de face les parois latérales du cloaque. Il se pourrait cependant que Rathke eût été induit en erreur par les dilacérations qu'il est nécessaire de produire lorsqu'il s'agit de séparer les parties d'un organe de dimension aussi faible que l'est la cavité cloacale.

Dans ces conditions, il m'a semblé qu'il y avait moyen de vérifier les assertions de Rathke, sans provoquer ni dilacération ni dérangement morphologique dans les rapports des organes qui font partie du cloaque. Après avoir fixé les parties fraîches [1] par le liquide de Kleinenberg (2 volumes d'eau pour 1 volume de liquide picrosulfurique), pendant douze ou vingt-quatre heures, j'ai achevé le durcissement par l'alcool à 36°, puis par l'alcool absolu. Afin de maintenir les tissus et les organes dans leurs rapports naturels, j'ai employé comme je l'ai dit (p. 127) la méthode d'inclusion au collodion, inventée par le professeur Mathias Duval. Outre l'avantage dont je viens de parler, elle permet encore d'orienter les pièces dans le sens le plus favorable aux sections qu'on veut obtenir.

En procédant de cette façon, et en colorant les tissus de préférence avec le carmin aluné de Grenacher, voici ce qu'on observe sur les coupes sériées frontales, faites perpendiculairement à l'axe longitudinal de la cavité et du conduit cloacaux. Nous suivrons les coupes de bas en haut, c'est-à-dire de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure de l'embryon dans le sens des flèches figurées sur la section longitudinale (fig. 1). La figure 4 donne la coupe de la base de la queue : en *m*, c'est la moelle épinière et en *v* les vaisseaux prévertébraux; en *ecl*, l'éminence cloacale, qui renferme un tractus épithélial (*ip*) ou intestin post-anal, lequel n'est que la section du prolongement dorsal et inférieur du cloaque. J'ajoute que les coupes inférieures à celle-ci, que j'ai cru inutile de figurer, montrent que ce tractus se termine en cul-de-sac, et est séparé de l'ectoderme par une lame de tissu mésodermique. En *cc* on aperçoit l'extrémité inférieure du conduit cloacal. Plus haut (fig. 5), la coupe comprend ce même tractus (*ip*); mais du côté ventral apparaît en entier la traînée épithéliale (*cc*), qui, comme nous le ver-

1. C'est le procédé que nous employons d'habitude pour fixer les tissus des embryons et des fœtus dans le laboratoire d'histologie du professeur M. Duval.

rons par les coupes suivantes, n'est que l'extrémité inférieure du conduit cloacal : ces deux traînées épithéliales sont séparées, à ce niveau, l'une de l'autre par un pont mésodermique (*rap*).

La figure 6, consécutive en haut à la précédente, fait voir que le tractus dorsal (*ip*) et le conduit cloacal (*cc*) se sont réunis et s'ouvrent tous les deux dans le cloaque.

En allant de plus en plus haut (*partie moyenne* du cloaque), on constate (fig. 7) que la cavité cloacale a un aspect quadrangulaire : du côté du dos, un angle arrondi (*rd*) séparé, par un étranglement, de deux angles latéraux (*cw*), et enfin, du côté ventral, un angle plus vaste (*rv*).

Sur la figure 8, les phénomènes sont plus prononcés encore. La figure 9, représentant une coupe supérieure du cloaque, montre que l'angle postérieur (*rd*) est séparé à ce niveau de la cavité commune par une lame de tissu mésodermique (*ure*) qui correspond sur la section sagittale à la coupe du repli cloacal moyen.

Enfin, la figure 10 passe plus haut encore et fait voir, d'une part, le point d'abouchement du canal de Wolff (à gauche) dans les angles ou cornes latérales du cloaque (à droite le canal de Wolff est sectionné en travers), et, d'autre part, la division du repli cloacal moyen en deux feuillets, par le fond du cul-de-sac de la cavité pleuro-péritonéale (*ccp*).

Telle est la configuration générale qu'offrent le cloaque et ses dépendances, lorsqu'on examine la série des coupes transversales. Tout le long du conduit cloacal, l'éminence cloacale est divisée en deux parties latérales symétriques, les *lames* ou *replis latéraux* du cloaque (*rcl*). Les plis latéraux (*pmcl*) de Bathke ne figurent qu'une mince saillie de la face interne des lames cloacales. Après cette vue d'ensemble, il me paraît nécessaire de revenir sur les faits les plus importants qui nous sont donnés par l'étude des sections latérales et perpendiculaires à l'axe. Les figures 11 à 15, qui sont empruntées à une série de coupes provenant d'un embryon du même âge et représentées à un grossissement un peu plus fort, nous donnent des renseignements plus explicites. Je me borne à figurer l'éminence, le conduit et la cavité du cloaque, puisque l'étude précédente nous a fait connaître les rapports de cette région avec les organes de l'extrémité inférieure du corps.

La figure 11 correspond à la figure 7 et ainsi des autres. Elle montre que la cavité cloacale est étranglée sur la limite dorsale des

cornes latérales (*cw*) : ce rétrécissement longitudinal du cloaque est produit par un épaississement de deux saillies latérales mésodermiques ou plis latéraux du cloaque (*pmcl*). Plus haut (fig. 12), les plis latéraux ont rapproché l'épithélium correspondant du cloaque, et il en résulte un renflement dorsal (*rd*) que les figures 4 à 6 montrent comme faisant suite, *en bas*, au prolongement cloacal inférieur et dorsal (*ip*) et, *en haut*, à l'intestin (fig. 9 et 10). Sur les côtés et dans la partie moyenne, se trouvent les angles ou cornes latérales du cloaque qui viennent se continuer en haut avec le conduit de Wolff correspondant (fig. 8 à 10). Enfin du côté ventral, la partie ventrale du cloaque ou renflement ventral (*rv*) se continue en bas avec le conduit cloacal et en haut avec le pédicule de l'allantoïde (fig. 4 à 10).

En examinant après cela la figure 13, on voit que les plis latéraux (*pmcl*) sont arrivés au contact sur la ligne médiane, et le revêtement épithélial d'un côté s'accolant à celui de l'autre a déjà divisé la cavité cloacale en un compartiment postérieur (*rd*) et un compartiment antérieur (*rv*). Les figures suivantes montreront que le premier se continue avec l'intestin et le second avec le pédicule de l'allantoïde.

La figure 14 donne un pas de plus de ce processus : ici le tissu mésodermique du pli latéral d'un côté se continue directement avec celui de son homologue : il en résulte un pont de substance (*ure*) qui sépare complètement le renflement dorsal (*rd*) ou *tractus intestinal* du reste du cloaque. Les cornes latérales sont de plus en plus développées sous forme de deux diverticules obliques en haut et en dehors, mais elles s'ouvrent largement dans le renflement ventral (*rv*). A ce niveau, celui-ci débouche encore à l'extérieur par le conduit cloacal (*cc*).

La figure 14 fait voir déjà un épaississement notable du pont de substance séparant l'intestin du renflement ventral; en un mot, le pont transverse ou repli cloacal moyen (*ure*) a produit une division complète à ce niveau du tractus digestif et du canal uro-génital (*ur*), appelé *sinus uro-génital*. Enfin la figure 15 représente une coupe qui montre les conduits de Wolff au-dessus de leurs points d'abouchement dans le canal de Wolff et où le pédicule de l'allantoïde est complètement séparé de ces conduits d'une part, de l'intestin de l'autre, par d'épaisses lames de tissu conjonctif. Sur la figure 15, on voit également de quelle façon se fait la descente de la cavité pleuro-péritonéale (*ccp*), c'est-à-dire la division du mésoderme en

feuillet fibro-cutané (*fc*) et en feuillet fibro-intestinal (*fi*). Le clivage débute de chaque côté de la ligne médiane et il en résulte l'aspect de deux croissants à concavité interne, séparés du côté ventral par un pont mésodermique.

Sur la coupe suivante (fig. 16), les conduits de Wolff (*cw*) sont déjà à une certaine distance du sinus uro-génital. Le tube digestif est entouré d'un mésoderme complet, ce qui indique que les deux culs-de-sac latéraux de la cavité pleuro-péritonéale (*ccp*) se sont rejoints du côté ventral.

La comparaison de ces coupes établit par conséquent qu'au stade décrit, la cavité cloacale de l'embryon du porc présente une portion inférieure dans laquelle s'ouvrent, du côté dorsal, l'intestin postérieur, et du côté ventral, le pédicule de l'allantoïde, tandis que les conduits de Wolff débouchent sur les parties latérales. La jonction de cette cavité commune au tube digestif et aux organes génito-urinaires se fait insensiblement : la pointe du repli cloacal moyen (éperon périnéal des auteurs) se trouve au niveau même de l'union des deux plis latéraux qui siègent du côté de la paroi dorsale des conduits de Wolff.

En suivant les coupes de haut en bas, de la figure 9 à la figure 6, et de la figure 16 à la figure 11, on constate que les parois latérales du cloaque sont d'autant plus rapprochées qu'on se trouve plus près du bord inférieur de la cloison cloacale moyenne. Ce fait prouve que ces parois latérales sont d'autant plus éloignées l'une de l'autre qu'on s'adresse à une portion plus inférieure du cloaque, c'est-à-dire plus éloignée du septum moyen. Si l'*éperon périnéal* des auteurs (bord inférieur de la cloison uro-génitale) s'abaissait par croissance intrinsèque, le contraire devrait avoir lieu : en descendant, il disjoindrait les parois latérales du cloaque en les éloignant l'une de l'autre comme un coin qu'on enfonce dans une fissure.

Outre les changements de forme que présente le cloaque de haut en bas, nous ferons remarquer que les diverses parties sont revêtues d'un épithélium variant selon l'endroit que l'on examine. Le renflement dorsal du cloaque et l'intestin qui lui fait suite par en haut offrent un revêtement épithélial formé de plusieurs couches et épais de 0 mm. 04; les cornes latérales avec les conduits de Wolff ainsi que la plus grande partie du cloaque sont entourés d'un épithélium à une seule couche d'un diamètre à peu près moitié moindre. Le conduit cloacal est plein, et le diamètre transversal de sa partie épithéliale est en moyenne de 0 mm. 08. En se continuant avec le cloaque, il garde encore quelque temps une épaisseur de 0 mm. 04, mais du côté de

l'orifice extérieur, là même où il débouche sur la surface cutanée, l'ectoderme n'est encore formé que d'une à deux couches épithéliales, d'une épaisseur de 0 mm. 008 à 0 mm. 01.

L'épaisseur dorso-ventrale du repli cloacal moyen est différente selon le point examiné : en effet, là même où se fait la soudure des deux replis latéraux (fig. 13, *pmlc*), le pont de substance mésodermique atteint un diamètre dorso-ventral de 0 mm. 07 (distance du rectum à la cavité du sinus uro-génital), tandis que sur la coupe suivante (fig. 14) le diamètre dorso-ventral du même repli est déjà de 0 mm. 16; enfin sur la dernière coupe qui est figurée (fig. 15) la lame fibro-intestinale est épaisse de 0 mm. 12 en arrière de la cavité péritonéale et la lame fibreuse postérieure du sinus uro-génital a une épaisseur de 0 mm. 08.

Lapin. — Le cloaque du lapin au douzième jour après le coït, est long de 8 millimètres et présente une conformation semblable à celle que nous venons d'étudier sur le porc : l'inspection des figures 17 à 20 en apprendra plus long que la meilleure description : il suffit par suite de donner en quelques mots l'explication de ces coupes.

La figure 17 représente une coupe faite dans le même sens et au même niveau que la figure 4; on y aperçoit, en *ip*, la coupe du prolongement inférieur et dorsal du cloaque séparé de l'extérieur par une lame de tissu mésodermique, puisqu'il n'y en a pas trace dans la coupe précédente (non dessinée). La figure 18 montre le conduit cloacal et le renflement dorsal s'ouvrant dans le cloaque; la figure 19 fait voir le renflement dorsal (*rd*) avec les deux plis latéraux et les cornes latérales. Enfin la figure 20 passe par le repli cloacal moyen (*ure*) séparant l'intestin du renflement antérieur, ainsi que par les conduits de Wolff (*cw*).

Le diverticule postérieur du cloaque est éloigné de 0 mm. 200 de la dépression sous-caudale, comme le montre la figure 17, et il est revêtu d'une couche épithéliale de 0 mm. 02. La figure 18 fait voir que le revêtement épithélial du conduit cloacal y atteint le double d'épaisseur, c'est-à-dire 0 mm. 04, ce qui indique que l'épithélium de ce conduit, dont l'étendue dorso-ventrale ou longueur est de 0 mm. 2, n'est que la continuation de l'épithélium de la cavité cloacale, avec cette différence que le cloaque lui-même est creux, tandis que le conduit cloacal figure un cordon plein.

Je n'ai pu me procurer les embryons de porc montrant les modifications successives de la cavité cloacale à partir de l'embryon long de 1 centimètre jusqu'à l'embryon ayant atteint la taille de 1 cm. 5. Bien que je regrette de n'avoir pu combler cette lacune sur le porc, il n'y a pas grand mal. Grâce à la libéralité de M. M. Duval, qui a mis sa riche collection d'embryons de lapin à ma disposition, j'ai

constaté que sur le lapin long de 9 mm. 5 (13e jour après le coït), l'ensemble du cloaque a conservé la même configuration générale. L'éminence cloacale forme un relief plus prononcé; la cavité cloacale s'est rétrécie de haut en bas. L'épaisseur du repli cloacal moyen est plus notable : inférieurement, il a un diamètre dorso-ventral de 0 mm. 08, et, sur la coupe qui fait suite immédiatement par en haut, il est déjà de 0 mm. 18. Le conduit cloacal a une longueur dorso-ventrale de 0 mm. 36 et un diamètre latéral de 0 mm. 05.

Sur le lapin long de 10 à 11 millimètres (13 jours et demi après le coït), la cavité cloacale continue à exister, de même que le conduit cloacal. Cependant il s'est produit des modifications très importantes : le repli cloacal moyen est descendu jusqu'au niveau du conduit cloacal près de la dépression sous-caudale. Or, en suivant les coupes à partir de ce conduit cloacal, on voit qu'*il n'y a plus que sur* l'épaisseur de deux à trois coupes que la cavité cloacale ne soit pas divisée en rectum du côté dorsal, et en sinus uro-génital du côté ventral. La coupe qui passe par la pointe inférieure du repli cloacal moyen montre le même aspect que la figure 14 du porc de 1 centimètre de long ou la figure 20 se rapportant au lapin de douze jours, et la coupe suivante est la même que la figure 12 et la figure 19 (sauf l'absence de renflements latéraux).

Pour ce qui concerne les embryons de mouton longs de 1 centimètre, l'étude attentive des coupes transversales *sériées* m'a fait voir que le cloaque et ses dépendances ont une forme et une constitution identiques. Cependant je ferai remarquer que l'embryon de mouton long de 1 centimètre me paraît plus avancé au point de vue de l'évolution du cloaque que ne le sont les embryons de porc de 8 à 10 millimètres de long. La cavité cloacale n'a plus qu'une hauteur de deux à trois coupes; immédiatement au-dessus du conduit cloacal, on voit apparaître le bord inférieur du repli cloacal moyen. Les sections frontales donnent la même série que j'ai figurées sur le porc de 1 cm. de long; en partant de l'extrémité inférieure de l'éminence cloacale, on a le conduit cloacal plein et d'un diamètre uniforme, sauf au niveau de la partie dorsale, qui figure un segment renflé (comparez les fig. 11 à 14 se rapportant au porc); deux coupes plus haut, ce renflement dorsal s'est creusé d'une lumière centrale; enfin, sur la coupe suivante, il est séparé du conduit cloacal, par un pont mésodermique de tous points semblable à *ure* de la figure 14.

Nous allons examiner maintenant un stade plus avancé : c'est celui d'un embryon de lapin, arrivé au quatorzième jour de la vie intra-utérine. A cette époque de la gestation, les embryons de lapin ont une longueur variant de 11 à 12 millimètres du vertex à la base de la queue. Ils sont fortement courbés sur leur axe longitudinal, de telle sorte qu'en suivant la courbure longitudinale avec un fil, on voit qu'entre les points de repère sus-mentionnés il existe une distance de 2 ct. 5. Comme le montre la figure 22, l'éminence cloacale a acquis un développement notable : elle est haute de 0 mm. 5 du fond de la dépression sous-caudale à son sommet. Le repli cloacal moyen est arrivé presque au niveau du fond de la même dépression. Le revêtement épithélial du conduit cloacal (*cc*) s'étend du sommet du repli cloacal moyen à la pointe même de l'éminence cloacale. Il est par suite de la plus haute importance pour nous de savoir comment ce conduit cloacal se prolonge dans le corps de l'éminence cloacale, et de quelle façon se fait la séparation définitive du pédicule de l'allantoïde (recevant les conduits de Wolff) d'avec le segment inférieur du tube digestif.

Les figures 23 à 27 représentent les coupes les plus instructives d'une série de sections faites dans le sens des flèches, indiquées sur la figure 22. La figure 23 correspond à l'extrémité distale de l'éminence cloacale; on voit que le prolongement du conduit cloacal se présente ici comme une lame aplatie transversalement (*lu*) et occupant presque toute la hauteur de l'organe.

La portion libre ou distale de l'éminence cloacale est divisée en deux replis symétriques, dans la plus grande partie de sa hauteur, par un sillon (*scl*), que limite une lame épithéliale (*lu*). Celle-ci est ouverte sur la face tournée vers la dépression sous-caudale (*ds*), et son revêtement épithélial se continue directement avec le feuillet ectodermique de cette dernière. Deux coupes plus haut (fig. 24), grâce à la section légèrement oblique, on constate que la dépression a cessé d'exister à droite, tandis qu'à gauche (*ds*) elle est en pleine communication avec le cordon épithélial du sillon cloacal (*scl*). Remarquons de plus qu'il s'est produit sur la base de l'éminence cloacale un léger étranglement (*et*) indiquant la limite de celle-ci et de la région du bassin.

Une coupe plus haut (fig. 25), nous avons la section dorso-ventrale du conduit cloacal (*cc*) qui s'est creusé à ce niveau d'une lumière centrale : on constate que cette fente ovalaire est étranglée

dans son tiers postérieur par le rapprochement des lames mésodermiques formant les plis latéraux du cloaque (*pmcl*). Quant au reste, on voit le même étranglement de l'ectoderme (*et*) indiquant la ligne idéale où se fait l'union de la partie dorsale de la région sacrée avec la portion ano-génitale.

La coupe (fig. 26), qui suit immédiatement la précédente, nous montre un état plus prononcé du rapprochement des plis cloacaux (*pmcl*) : l'épithélium des deux faces latérales est accolé dans le point (*x*) qui occupe le tiers dorsal du conduit cloacal : celui-ci a la forme d'un sablier à renflement ventral ou sinus uro-génital (*su*) et à renflement dorsal ou rectum (*r*): c'est l'apparence d'un huit de chiffre.

Enfin, la coupe qui suit immédiatement la précédente fait voir la séparation complète du sinus uro-génital d'avec le tube digestif; en d'autres termes, nous avons ici la même chose que nous avons observée sur les embryons de porc, de lapin et de mouton plus jeunes : *c'est que le bord inférieur de la cloison cloacale moyenne* (*ure*) *se trouve juste au niveau des deux plis cloacaux latéraux avec lesquels il se continue sur les côtés.*

Faisons encore un pas de plus, pour voir comment se comporte cette même cloison à l'orifice tout inférieur du conduit cloacal. A cet effet, il nous faut examiner les dessins qui se rapportent aux embryons longs de 1 cent. 3 à 1 cent. 5.

Sur l'embryon de lapin de quinze jours après le coït (long de 13 mm.), l'éminence cloacale a pris un développement notable, elle mesure, de sa base à sa pointe, près de 1 millimètre de haut. Sur la figure 28, on voit que sa face inférieure est séparée de la face antérieure de l'appendice caudal par la dépression sous-caudale (*ds*). Le plafond de cette dernière s'étend à un niveau supérieur à l'extrémité inférieure du repli cloacal moyen (*ure*). Sur la ligne médiane, la face inférieure de l'éminence cloacale est occupée par le prolongement inférieur du conduit cloacal (*lu*), qui part de l'extrémité inférieure du rectum et qui aboutit à la pointe de l'organe. On constate de plus que la cloison cloacale ou uréthro-rectale (*ure*) a une hauteur notable à partir du cul-de-sac postérieur de la cavité pleuro-péritonéale jusque près de la dépression sous-caudale. Sa configuration est, sur une vue latérale, celle d'un triangle, dont la base est découpée par la cavité pleuro-péritonéale, dont le côté dorsal est longé par le rectum (*r*) et le côté ventral par le pédicule de

l'allantoïde (*pal*). Son sommet forme une pointe aiguë (*p*), qui s'enfonce dans la lame épithéliale du conduit cloacal (*lu*).

En pratiquant ensuite une série de coupes dans le sens des flèches 29 à 33, il est facile de se rendre compte de la configuration et des modifications subies par l'éminence cloacale pendant la descente du repli cloacal moyen ou cloison uréthro-rectale. Si nous commençons par en bas, nous voyons que (fig. 29) la dépression sous-caudale possède à ce niveau une lumière nette, limitée de part et d'autre par le revêtement ectodermique de l'appendice caudal (*cau*) et par celui de la face inférieure de l'éminence cloacale (*ecl*). Celle-ci a sur une coupe transversale une forme triangulaire légèrement aplatie; du milieu de sa base, l'ectoderme envoie en haut un prolongement plein d'abord, puis creusé d'une lumière : c'est le *sillon cloacal* (*scl*). Ce dernier divise toute l'éminence, sauf la partie tout antérieure, en une lame droite et en une lame mésodermique gauche (*les deux replis cloacaux*, *rcl*).

Je n'ai figuré qu'une coupe de toute la série depuis la pointe jusqu'à la coupe 30, parce que toutes présentent les mêmes particularités, sauf des dimensions de plus en plus grandes à mesure qu'on approche de la base de l'éminence.

La figure 30 représente une coupe, qui passe au niveau de la portion tout inférieure de la base de l'éminence cloacale : elle nous fait assister à des phénomènes des plus instructifs au point de vue du processus général du cloisonnement. En effet, nous voyons que la fente du sillon cloacal, que nous avons déjà vue creuse au quatorzième jour, s'étrangle dans sa partie moyenne : les replis latéraux de l'éminence du cloaque (*rcl*) se comportent ici comme ils ont fait tout le long de la cavité cloacale; ils s'avancent l'un vers l'autre en (*pmcl*) et rapprochent en ce point l'épithélium du sillon cloacal : la figure rend bien compte de la forme de sablier que prend ce conduit sur une coupe. Il en résulte, du côté ventral, la formation du canal uréthral; mais, du côté dorsal, la partie dorsale de la fente (*vd*) n'est plus fermée puisqu'il s'ouvre par une fissure dans la dépression sous-caudale (*ds*). Nous y reviendrons en détail à propos de la formation de l'anus.

La coupe qui suit (fig. 31) représente la jonction des deux replis cloacaux latéraux se faisant, comme plus haut, dans la région cloacale, et la formation consécutive de la cloison uréthro-rectale. Cette coupe passe au niveau même de l'abouchement du conduit cloacal

dans la dépression sous-caudale; on voit, en effet, que le rectum est limité en arrière par une paroi complète de tissu mésodermique et d'épithélium.

La figure 32, qui est dessinée d'après la coupe suivante, fait reconnaître que les replis cloacaux sont, à ce niveau, réunis du côté dorsal et forment une paroi complète au segment inférieur du tube digestif. L'existence d'une petite portion de la dépression sous-caudale sur la portion droite de la figure nous prouve que nous sommes bien au niveau de la face inférieure de la base de l'éminence cloacale. La figure 32 montre l'épaississement de la cloison uréthro-rectale et la section arrondie du canal de l'urèthre. Enfin nous avons tenu à montrer sur une coupe empruntée à la région supérieure (fig. 33) l'élargissement transversal du sinus uro-génital (vessie) et la section ovalaire (2) du tube digestif, au niveau de la cavité péritonéale (*ccp*).

L'étude des embryons de mouton et de porc longs de 1 cm. 5 m'a donné des résultats identiques à ceux que nous venons de connaître sur le lapin de quinze jours. Il suffit de comparer la figure 34, qui représente l'état de l'éminence cloacale et le niveau de la cloison uréthro-rectale, à la figure 28, pour se convaincre que l'évolution y est au même stade. Les mêmes lettres désignant des parties semblables, il me semble inutile d'insister sur cette figure. Nous arrivons à des conclusions semblables, si nous considérons les sections transversales de l'éminence cloacale. J'ai figuré, à cet effet, les coupes frontales de l'éminence cloacale provenant d'un embryon de mouton de 1 cm. 5. On voit que la coupe passant par la portion libre de l'éminence cloacale du mouton (fig. 35) correspond de tous points à celle de la figure 29; la coupe 36 à la coupe 30; les figures 37 et 38 aux figures 31 et 32.

Pour ne pas multiplier outre mesure les figures, je n'ai pas représenté la section longitudinale de l'embryon de mouton long de 1 cm. 8; en effet, l'état de l'évolution et le rapport des organes sont les mêmes que sur le porc du même âge (fig. 34). Aussi les flèches 35, 36, 37, 38 de la figure 34 indiquent-elles le sens suivant lequel ont été pratiquées les coupes transversales sur le mouton de 1 cm. 5 et portant les mêmes numéros. Cette remarque s'applique également aux figures 39, 40, 41 et 42 du mouton de 1 cm. 8 qui correspondent, coupe par coupe, aux dessins situés au-dessus d'eux. L'étude de toutes ces figures prouve que la formation de la portion tout inférieure *de la cloison uréthro-rectale est précédée et accom-*

pagnée du rapprochement et de la soudure des lames latérales du conduit cloacal.

J'ai négligé à dessein jusqu'ici de parler de l'origine du cloaque et de celle du conduit cloacal, parce que cette question ne rentre pas directement dans le cadre que je me suis tracé. Cependant l'étude précédente, destinée à montrer ce qu'il devient, réclame quelques mots sur son origine. De plus, cela nous permettra de nous faire une idée de son évolution générale. Sur le poulet [1], le cloaque est constitué à partir du moment où l'intestin postérieur ou inférieur, qui n'existe que sous la forme d'une gouttière ouverte du côté ventral, se réfléchit en haut et en avant pour constituer l'allantoïde. Par la réflexion ou mieux le reploiement des lames latérales, cette cavité cloacale se ferme de toutes parts, et, si nous supposons par la pensée la disparition du conduit cloacal (*cc*) sur nos figures 1, 2, 3, 21 et 22, nous avons à peu près l'aspect du l'éminence cloacale à cette époque. L'ouverture du cloaque et par suite la formation du conduit cloacal ont lieu, selon M. Duval, sur le poulet, de la façon suivante : les éléments du feuillet corné de la dépression sous-caudale forment une végétation épidermique qui marche à la rencontre du feuillet interne; la jonction de ces deux tractus épithéliaux se fait ainsi de bonne heure, grâce au mince pont mésodermique qui les sépare à cette époque. La traînée épithéliale qui en résulte et qui relie l'entoderme à la dépression sous-caudale est l'origine du conduit cloacal.

Voilà pour les oiseaux; quant aux mammifères, les choses se passeraient de la même façon, selon Mihalcovics. En effet, Mihalcovics [2] décrit (p. 310) sur le lapin cette portion de tissus, qui sépare le cloaque de la dépression sous-caudale, comme constituée des dérivés des trois feuillets blastodermiques (planche IV, fig. 52). Il l'appelle *membrane anale*.

Strahl [3] donne sur le lapin des résultats qui diffèrent des précédents par un point : le tissu mésodermique ferait constamment défaut à l'endroit même où se formerait le conduit cloacal. Dès l'origine, l'ectoderme et l'entoderme sont en contact direct, et, en ce point, les éléments ectodermiques sont plus élevés que sur le reste de la dépression sous-caudale.

Si ces faits sont exacts, voici comment nous devons comprendre l'allongement du conduit cloacal : tout autour du point où les éléments ectodermiques et entodermiques sont en contact (orifice cloacal primitif), les parties environnantes de l'éminence cloacale s'accroissent et forment un bourrelet qui, en s'allongeant en bas, prolonge le conduit cloacal. Si nous rapprochons ces phénomènes de ce que nous étudierons en détail le long du sillon cloacal, nous constatons beaucoup de ressemblances dans le développement de ces deux portions dont l'une n'est que la continuation de l'autre.

1. Voir Math. Duval, *Mém. cité* et *Atlas d'embryologie*, 1889.

2. *Entwickelung der Harn und Geschlechsapparäte der Amnioten*. (*Journal international mensuel d'anat. et d'hist.*, t. II, f. 7, 1885).

3. *Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo*, *Arch. f. Anat. und Physiologie Anat. Abtheil.* (1886, p. 164).

De plus, si l'allongement se fait de cette manière, on peut en conclure que ce sont les éléments du feuillet corné qui tapissent le conduit cloacal et forment son revêtement épithélial.

Résumé de l'évolution de l'éminence cloacale, du cloisonnement du cloaque et de son conduit[1].

L'éminence cloacale qui, à l'origine, est cette portion de tissu mésodermique comprise entre l'entoderme de la cavité cloacale et l'ectoderme de la dépression sous-caudale, s'épaissit par la multiplication des éléments mésodermiques embryonnaires qui la constituent. Elle forme ainsi une saillie dont la partie distale ou libre s'avance de plus en plus dans la dépression sous-caudale.

Pendant que ces phénomènes de croissance ont lieu dans la portion libre, d'autres et des plus importants se passent dans l'éminence cloacale même. En la considérant dans ses rapports avec la cavité et le conduit qui s'y trouvent logés, on peut la regarder comme constituée, dans le sens transversal, par deux lames ou replis cloacaux, qui se rejoignent en avant et en arrière. De plus, leur face interne proémine de haut en bas, vers la partie moyenne de la cavité et du conduit cloacal, en formant les deux plis latéraux du cloaque, aboutissant par leur réunion sur la ligne médiane à la formation du repli cloacal moyen ou cloison uréthro-rectale.

L'existence et l'évolution des plis latéraux du cloaque sont des plus faciles à constater sur les coupes transversales qu'on pratique sur l'éminence cloacale des embryons de lapin, de porc et de mouton. Il suffit à cet effet de rapprocher les phénomènes qui marquent la limite inférieure du repli cloacal moyen (fig. 4 à 10, puis fig. 11 à 16, ensuite 17 à 20) sur les embryons très jeunes de ceux qui se trouvent indiqués sur des embryons de treize jours et de treize jours et demi, et, surtout des phénomènes qui accompagnent le cloisonnement du conduit cloacal sur les embryons de quatorze et de quinze jours (embryon de mouton et de porc de 1 cm. 5 environ) : on est frappé de l'image partout identique qu'offrent à ce niveau la cavité cloacale d'une part, les replis cloacaux latéraux, de l'autre. Pour ce qui concerne la cavité même, on observe constamment au niveau indiqué une saillie mésodermique (*pli cloacal*

1. Voyez ma communication du 4 janvier 1890 (*Comptes rendus Soc. biologie*, janv. 1890).

latéral de Rathke), qui rapproche l'épithélium de l'une des parois de celui de l'autre.

Sur la coupe sus-jacente, les deux plis en regard sont arrivés au contact et le cloaque prend la forme d'un sablier muni d'un renflement dorsal en continuité avec l'intestin, et d'un renflement ventral, qui est continu en bas, soit avec le conduit cloacal, soit avec la lame uro-génitale, et en haut avec le pédicule de l'allantoïde.

Enfin sur la coupe supérieure à cette dernière, l'épithélium de la portion étranglée est refoulé moitié du côté ventral, moitié du côté dorsal, et le tissu mésodermique d'un pli latéral passe directement dans celui de son homologue.

Le niveau supérieur des deux plis latéraux et leur jonction correspondent toujours au bord inférieur du repli cloacal moyen.

Les coupes sagittales nous ont montré que le repli cloacal moyen ou cloison uréthro-rectale est descendue pendant cette période; les coupes sériées frontales et perpendiculaires au cloaque nous ont permis d'assister, pour ainsi dire, au mode d'abaissement de ce septum. En effet, sur les stades les plus jeunes nous avons vu l'union se faire à la partie supérieure de la cavité cloacale, tandis que sur le lapin de quatorze jours, la cloison uréthro-rectale a atteint l'extrémité inférieure ou postérieure du précédent conduit cloacal. Les points de repère qui mettent ce fait en évidence sont aisés à trouver; l'abouchement des conduits de Wolff, par exemple, se trouve au niveau du bord inférieur de la cloison uréthro-rectale sur le porc de 1 centimètre ou le lapin de douze jours, tandis que sur celui de quatorze jours, on les rencontre beaucoup plus haut que la pointe de ce septum.

La séparation du pédicule de l'allantoïde et de la portion proximale de l'urèthre d'avec le tube digestif se fait ainsi d'après un processus qui n'est que la conséquence du rapprochement des lames latérales de l'extrémité inférieure du corps.

Le mode même du cloisonnement, c'est-à-dire la jonction des deux lames cloacales sur une ligne verticale, est un phénomène très fréquemment observé pendant le développement embryonnaire.

C'est un mode de formation qui rappelle la fermeture de la gouttière médullaire par le rapprochement et la soudure des replis médullaires.

L'existence des deux plis latéraux du cloaque de Rathke me semble donc non seulement prouvée, mais la jonction sus-indiquée

de ces plis nous donne la clé même du mode de cloisonnement de cette cavité. C'est cette soudure médiane se poursuivant de haut en bas qui nous dit pourquoi l'éperon périnéal des auteurs descend au fur et à mesure de l'évolution, et, notons-le, ce repli cloacal moyen ne doit son existence qu'à la réunion des deux plis latéraux; enfin il donnera définitivement naissance à la cloison ou septum uréthro-rectal.

Origine du repli cloacal moyen. — Persistance normale du cloaque chez les ovipares et anormale chez les mammifères.

Nous venons d'assister à la croissance du repli cloacal moyen et à l'établissement du septum uréthro-rectal chez les mammifères monodelphes. Ici se pose une autre question :

Chez les vertébrés où le cloaque ne se divise pas et persiste pendant toute la vie (amphibiens, reptiles, oiseaux et monotrèmes), y a-t-il une indication de ce repli? De plus, quelle est son origine primitive? Si nous nous bornons au poulet sur lequel on a fait les recherches les plus complètes, l'on sait que la cavité cloacale communique, à l'origine, par une large ouverture, avec la dépression allantoïdienne. Mais peu à peu un pli à angle inférieur (*éperon périnéal* des auteurs) apparaît entre ces deux cavités, et, proéminant peu à peu vers l'extrémité inférieure du corps, rétrécit de plus en plus la voie de communication. Tous les embryologistes signalent et figurent la descente de ce repli, sans indiquer son mode de croissance.

Cependant le processus de sa formation et de son accroissement est indiqué dans les coupes transversales annexées au mémoire de M. Mathias Duval *sur l'origine de l'allantoïde* (1887, fig. 12 et 13) et dans l'*Atlas d'embryologie* du même auteur (voyez surtout les trois séries de figures de 420 à 422; puis de 503 à 507; enfin de 613 à 616).

L'étude de ces figures montre mieux que toute considération que le repli moyen (vu en coupe sagittale sur les figures 416, 494, 598) s'allonge grâce à la jonction de deux replis latéraux qui, en s'unissant de haut en bas, séparent ainsi l'allantoïde de l'intestin, selon le même processus que nous avons décrit à propos du cloaque des mammifères. Il est probable que les choses se passent de la même façon, à l'origine, chez ces derniers animaux. Mais bientôt s'établit une distinction capitale : chez les oiseaux et les autres vertébrés ovipares (amphibiens, reptiles et monotrèmes), ce mouvement de descente et de cloisonnement subit un arrêt à un moment donné, tandis que chez les mammifères monodelphes, il aboutit à la division complète du cloaque et à la formation du périnée. Je m'éloigne, à cet égard, de Mihalcovics, qui prétend, en parlant de ce repli transverse moyen du poulet (*loc. cit.*, p. 321), qu'il n'a aucune destination chez les oiseaux, puisqu'il n'y aura jamais de périnée. Il convient de dire que, chez les mammifères et les oiseaux, ce repli prend naissance et s'accroît d'une façon identique, mais son évolution s'arrête, chez les ovipares, avant la séparation complète du canal uro-génital et du tube digestif.

Il y a arrêt de développement chez les oiseaux; mais, comme depuis longtemps j'ai eu l'occasion de le spécifier [1], la partie uro-génitale du cloaque des oiseaux ne sert jamais de réservoir aux matières fécales. Cependant puisque le rectum ne s'ouvre pas au dehors, puisqu'il continue toute la vie à s'aboucher dans la portion uro-génitale, il se servira de cé dernier compartiment en guise de conduit excréteur : il jouera, vis-à-vis du rectum, le rôle de *région anale*. C'est pour cette raison également que la portion terminale du tube digestif et le compartiment ou loge uro-génitale affecteront à l'état adulte des rapports différents chez les oiseaux d'une part, chez les mammifères monodelphes de l'autre. Dans les premiers, la loge urogénitale sera placée *en bas* et à la suite du rectum, tandis que dans les seconds, il se trouvera situé *en avant* de ce segment intestinal, qui le contournera *en arrière* pour s'ouvrir au dehors.

Le développement du cloaque, son mode de cloisonnement et la persistance de son état primitif chez les vertébrés ovipares jettent quelque lumière sur certains arrêts de développement qu'on observe parfois dans l'espèce humaine. Nous voulons parler des *abouchements anormaux de l'intestin dans la vessie exstrophiée*. Ces cas sont le plus souvent accompagnés de malformations de la verge (*épispadias*), de troubles profonds dans le développement du périnée, d'écartement du pubis, d'élargissement du bassin, etc. Diverses théories ont été émises pour expliquer ces lésions [2].

1. *Contribution à l'étude du cloaque et de la bourse de Fabricius chez les oiseaux* (ce journal, 1885, p. 406).

2. La connaissance du développement embryonnaire et de l'anatomie comparée est indispensable pour saisir le mécanisme de ces malformations. S'appuyant sur des cas d'anus contre nature congénitaux, accompagnés d'exstrophie de la vessie, M. Porak (*Archives de tocologie*, 1881, t. VIII), a constaté que « l'anus contre nature a lieu au niveau où l'intestin grêle s'abouche dans le côlon, ou très près de ce point; on reconnaît le bout supérieur de l'intestin à l'écoulement du méconium et à l'issue des gaz. On trouve ou bien un seul orifice au niveau de l'invagination : c'est celui de l'intestin grêle, et alors à peu de distance on peut constater sa communication avec le côlon ou bien plusieurs orifices, et c'est le cas le plus ordinaire. On trouve alors deux ouvertures : 1° celle de l'intestin grêle; 2° celle du cæcum ou celle du côlon. Dans quelques cas rares, on trouve trois ouvertures; alors aux ouvertures précédentes s'ajoute celle de l'appendice vermiculaire.

Pour M. Porak, les faits de ce genre s'expliquent par la persistance du cloaque interne : « Au point de vue embryologique, dit-il, cette communication constante de la dernière portion de l'intestin grêle avec la vessie exstrophiée a de l'intérêt, car si l'hypothèse que nous soutenons est exacte, on peut en conclure que la portion de l'intestin correspondant au cloaque interne est la dernière portion de l'intestin grêle, et non pas le rectum. Il en résulte que le côlon se développerait plus tardivement comme par un bourgeonnement surajouté. »

M. A. Broca (*Bulletin de la Société anat.*, t. I, 5e série, p. 791 à 823) décrit un fait analogue, et rapporte une série d'autres cas publiés dans les recueils où l'intestin s'arrête parfois au niveau de l'ouverture vésicale, tandis que, dans la grande majorité des cas, un cul-de-sac s'ouvre au-dessous de l'iléon, à la surface de la vessie exstrophiée, et ce cul-de-sac représente sans conteste le rudiment du gros intestin avec ou sans cæcum et appendice vermiculaire.

M. A. Broca oppose l'explication de M. Porak à la théorie classique de l'origine entodermique de l'intestin moyen et de l'intestin inférieur et du développement du cœcum par le chef inférieur de l'anse diverticulaire. Peut-être, dit-il, est-il une autre

Sur les embryons très jeunes, l'intestin n'est nullement différencié en intestin grêle et en gros intestin. Le segment inférieur manque même de paroi antérieure sur toute l'étendue où il se continue avec l'allantoïde.

A un stade primitif, comme nous l'avons dit (p. 146), l'intestin inférieur, comme du reste tout le tube digestif, n'est qu'une gouttière ouverte en avant; ce sont les lames latérales et inférieures de cette gouttière qui, en se développant en avant et en se rapprochant, forment le rudiment allantoïdien. Ce dernier résulte donc, lui aussi, du rapprochement de deux lames latérales : c'est là la double ébauche allantoïdienne. Que les choses restent en cet état et que le feuillet fibro-cutané qui limite en avant la dépression se relève ou non pour former la paroi abdominale, la vessie manquera de paroi antérieure.

Mais comment prend naissance la paroi postérieure de la vessie? Par l'étude faite dans le chapitre précédent, nous savons qu'à l'état normal il se produit, à cet effet, et de chaque côté, un pli longitudinal et vertical des lames fibro-intestinales et ensuite il y a rapprochement et soudure *de haut en bas* des plis latéraux. Or, les vices de conformation auxquels nous avons affaire sont accompagnés de l'écartement des os pubiens, de l'absence fréquente de la paroi antérieure de l'abdomen, de l'anus et d'abouchements anormaux de l'intestin dans la vessie : toutes ces malformations indiquent qu'il est survenu des troubles pendant le rapprochement et la soudure des lames fibro-intestinales et fibro-cutanées.

En certains points, le processus a pu se produire, tandis que sur d'autres il est resté inachevé, et nous aurons là l'explication des abouchements anormaux. En effet, que le rapprochement, l'étranglement et la soudure des parois latérales du cloaque aient cessé de s'effectuer au niveau supérieur de cette cavité, tandis que plus bas le phénomène ait eu lieu, on aura une communication simple ou multiple, soit de l'iléon, soit du cæcum, soit de l'extrémité supérieure du rectum avec la vessie. Dans ces conditions, le segment terminal de l'intestin figurera un diverticule distinct du tractus digestif, et il pourra se continuer en haut avec le segment supérieur ou s'ouvrir isolément par un orifice distinct dans la vessie.

Les notions de l'évolution normale suffisent amplement pour faire concorder les arrêts de développement, qui se produisent *régulièrement* dans la série animale, avec ceux qui s'observent chez les vertébrés supérieurs à titre de monstruosités, sans qu'il soit nécessaire d'imaginer et d'invoquer des phénomènes extraordinaires, qui se manifesteraient uniquement dans l'histoire embryonnaire de l'homme. Avant de multiplier les hypothèses et de relever les assertions des auteurs, il conviendrait d'acquérir une notion exacte de la façon dont se développent les organes.

(*A suivre.*)

hypothèse que l'on pourrait mettre en balance avec elle (l'explication de M. Porak) : il est bien possible qu'il faille faire jouer un certain rôle au canal omphalo-mésentérique. M. A. Broca conclut ainsi : « Il semble que ce sujet demande de nouvelles études. »

ANALYSES ET COMPTES RENDUS

TRAITÉ D'ANATOMIE HUMAINE. par **C. Gegenbaur,** *professeur d'anatomie et directeur de l'Institut anatomique à Keidelberg, traduit sur la 3e édition allemande, par* **Ch. Julin,** *chargé du cours d'anatomie comparée et d'anatomie topographique à la faculté de médecine de l'Université de Liège.* Paris, 1889.

Personne n'était mieux à même de publier un traité d'anatomie humaine, au point de vue comparatif et phylogénique, que le célèbre professeur de Heidelberg auquel la science est redevable de tant de mémoires originaux sur les différentes branches de la morphologie. Pour écrire un pareil traité, il ne suffisait pas, en effet, d'être excellent anatomiste, mais il fallait encore connaître à fond toutes les questions relatives à la morphologie des vertébrés, et posséder en outre des notions très complètes d'histologie, d'embryogénie et d'anatomie comparées. Gegenbaur a pleinement réussi, et la traduction de son excellent traité vient combler une lacune regrettable dans la littérature anatomique française, si riche cependant à tant d'autres égards.

Sans oublier qu'il s'adresse à des médecins et à des étudiants, autant qu'à des hommes de science pure, Gegenbaur ne perd jamais de vue les faits essentiels d'où découlent les idées générales qu'il veut développer. C'est là un caractère que l'on trouve empreint à chaque page de son traité : toutes les descriptions sont basées sur les données positives fournies par l'embryologie et l'anatomie comparées; tous les faits sont groupés d'une manière rationnelle, au point de vue embryologique. Le but que poursuit l'auteur est de nous montrer les nombreux liens existant entre l'homme et les vertébrés en général, entre l'homme et les mammifères en particulier. Le chapitre relatif aux généralités concernant le développement et la texture du corps humain, est un exposé succinct mais exact des idées presque unanimement admises aujourd'hui par les morphologistes. Chaque paragraphe de ce chapitre constitue un résumé de l'état actuel de nos connaissances sur la question qui s'y trouve traitée. Il en résulte nécessairement que certaines questions controversées sont exposées brièvement, et à un point de vue peut-être un peu trop général. Mais il convient de ne pas oublier, comme le dit d'ailleurs l'auteur lui-même, qu'il ne s'agit nullement d'un traité spécial d'histologie ou d'embryologie, mais que l'exposé de ces notions générales n'a d'autre but que de faire comprendre comment on peut, *dans l'état actuel de nos connaissances*, expliquer les liens qui unissent l'homme aux autres vertébrés, et montrer que l'homme n'occupe nullement dans la nature une position spéciale et exceptionnelle au point de vue anatomique.

Après avoir passé en revue les bases morphologiques de l'anatomie humaine, l'auteur aborde l'étude des différents systèmes qui se distinguent essentiellement les uns des autres, soit au point de vue comparatif, soit au point de vue embryogénique. Ce sont : 1° *le système squelettique*; 2° *le système musculaire*; 3° *le système digestif*, comprenant le tube digestif et les organes respiratoires : ces derniers constituent, en effet, un système spécial de cavités qui dans le cours de l'ontogénie se sépare de la portion initiale du tube digestif et s'est adapté à une fonction particulière; 4° *le système vasculaire*; 5° *le système uro-génital*, les organes excréteurs et les organes génitaux étant, dès leur première origine, en connexions morphologique et physiologique; 6° *le système nerveux*, et 7° *le système cutané*, comprenant la peau et les organes importants qui se sont différenciés, soit directement, soit indirectement, à ses dépens : *les organes des sens*.

Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

COULOMMIERS. — Imp. P. BRODARD et GALLOIS.

SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION

DE LA

RÉGION ANO-GÉNITALE DES MAMMIFÈRES

Par le Dr Éd. RETTERER

Docteur ès sciences naturelles,
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

(*Planches V, VI, VII.*)

(*Suite et fin* [1].)

II. — Formation du rudiment périnéal et de la dépression anale.

Dans les chapitres précédents, j'ai décrit le cloisonnement du cloaque et de son conduit jusque près de l'orifice extérieur de ce dernier. Pour ne pas compliquer l'exposé des phénomènes, j'ai, de propos délibéré, laissé de côté les faits qui n'ont pas trait au mode de formation de la cloison uréthro-rectale. Cependant ces derniers sont des plus importants, puisque l'éminence cloacale donnera naissance aux organes génitaux externes d'une part, à la région anale de l'autre, ainsi qu'au pont de substance qui séparera l'orifice uréthral de l'orifice anal (*périnée*).

Nous commencerons par examiner la façon dont s'établissent la région anale et le rudiment périnéal.

Chez les vertébrés (voy. 1re partie, p. 146), l'orifice qui fait communiquer la portion terminale du tube digestif avec l'extérieur se fait d'une façon très simple : une dépression de l'ectoderme se met en connexion avec la cavité commune de l'intestin et des organes génito-urinaires. C'est ainsi que s'établit l'orifice cloacal, d'une façon permanente chez les amphibiens, les reptiles et les oiseaux.

1. Voir ce *Journal*, 1890, p. 126.

Nous avons indiqué l'origine de cet orifice et étudié ses rapports et sa situation sur les embryons de mammifères; nous avons vu également que le cloisonnement du cloaque et de son conduit amènera la séparation complète de l'orifice des organes génito-urinaires d'avec l'orifice terminal du tube digestif des mammifères monodelphes (*anus*).

Grâce à la division qui se produit ainsi, il s'établit une différence capitale entre l'orifice cloacal des ovipares et l'anus des mammifères monodelphes. C'est donc chez ces derniers seuls qu'il est possible d'élucider la question de l'origine et du mode de développement de la région anale qui, je le répète, est une formation secondaire ou de perfectionnement dans le groupe des mammifères.

J'insiste à dessein sur cette distinction. On trouve, en effet, beaucoup de confusion dans les termes employés par les auteurs, dès qu'il est question du développement de la région périnéale et anale. Les uns prennent comme exemple le poulet, quand ils décrivent la formation de l'anus. Nous savons que, dans ce cas, il ne peut s'agir que de l'orifice cloacal extérieur. Les autres appellent *membrane anale* le pont de substance qui sépare la cavité primitive du cloaque d'avec la dépression sous-caudale, à une époque où il n'y a pas encore de conduit cloacal. D'autres encore décrivent une *membrane anale* beaucoup plus tard, alors que la cloison uréthro-rectale forme déjà une limite nette entre le conduit uro-génital et le segment terminal du tube digestif.

Voici ce que l'observation nous apprend dans les mammifères : Sur les embryons les plus jeunes (fig. 1, 21, 22), les coupes longitudinales et médianes laissent reconnaître, dans l'éminence cloacale, deux portions : l'une ventrale (*ecl*) par rapport au conduit cloacal, l'autre dorso-postérieure [1] (*rap*). Cette dernière portion, que j'appellerai le *repli postanal*, est limitée en avant par l'épithélium du conduit cloacal; postérieurement, sa base est adhérente à la région caudale, et inférieurement elle constitue une languette faisant saillie dans la dépression sous-caudale, dont le fond dépasse le niveau de l'orifice externe du conduit cloacal.

1. La région antérieure et la région postérieure de l'éminence cloacale forment un tout continu; elles sont reliées l'une à l'autre par les parties situées sur les côtés du conduit cloacal : ce sont les *lames* ou *replis cloacaux*. La distinction que nous établissons est cependant nécessaire non seulement au point de vue de la netteté des descriptions, mais surtout eu égard à la destinée différente des diverses régions de l'éminence cloacale.

En considérant des embryons plus âgés, longs de 1 cm. 5 à 2 cm. 5, on se rend compte (fig. 28, 34 et 44) de l'existence constante de cette saillie ou *repli postanal* (*rap*), en arrière de l'orifice terminal du rectum. Ce repli continue à être libre inférieurement et à proéminer dans la dépression sous-caudale.

Les coupes transversales et horizontales (fig. 37, de l'embryon de mouton de 1cm. 5, et fig. 41 et 42, de l'embryon de mouton long de 1 cm. 8) confirment ces faits et les expliquent. On distingue, en effet, en *rap*, en avant de la dépression sous-caudale (*ds*) et de la queue (*cau*), une portion mésodermique qui limite du côté dorsal le segment inférieur du tube digestif. C'est le repli postanal qui, comme il résulte de la comparaison des coupes sagittales avec les sections transversales, ne représente que la portion de l'éminence cloacale située en arrière du conduit cloacal d'abord, de l'orifice rectal plus tard. L'origine de ce repli est déjà visible sur la figure 4, au point marqué *ecl*, entre le conduit cloacal (*cc*) et l'intestin postanal (*ip*). La figure 17 reproduit le même aspect et la même conformation.

Le repli postanal a donc une origine impaire ; son accroissement et son épaississement se font par la multiplication des éléments qui constituent la portion dorsale de l'éminence cloacale. De cette façon, il fait une saillie de plus en plus marquée dans la dépression sous-caudale, dont le fond semble remonter derrière lui.

Quant à la paroi antérieure du segment terminal du tube digestif, elle prend naissance d'une façon bien différente. L'étude que nous avons faite de la formation de la cloison uréthro-rectale (voir les figures de la planche V), nous a démontré que toute la paroi antérieure du rectum résulte de la soudure des deux plis latéraux du cloaque. En arrivant au niveau du sillon cloacal et de la dépression sous-caudale (lapin de quinze jours, fig. 29 à 31, mouton long de 1 cm. 5 et 1 cm. 8, fig. 35 à 42), les deux lames cloacales continuent à se porter l'une vers l'autre, à se réfléchir d'avant en arrière et à se souder, sur la ligne médiane, en *pmcl*.

L'accroissement considérable dont les lames cloacales sont le siège sur les côtés de l'orifice cloacal et leur convergence en bas et en arrière, de manière à constituer des lèvres épaisses à cet orifice, donnent à cette région un aspect figuré sur le dessin 43. Le dessin appartient, il est vrai, à un embryon un peu plus âgé. Les replis (*rg*) forment une sorte de bourrelet circulaire, que les auteurs nomment *génital* et qui, en raison de sa destination, doit être appelé *ano-*

génital. Cet aspect d'une saillie médiane et principale et de deux saillies latérales a été interprété, par quelques auteurs, Cadiat par exemple [1], comme étant l'ébauche, la première du gland, et, les secondes, des corps caverneux.

Toutes ces déductions reposant sur les vues de face sont erronées; pour le dire à l'avance, les replis cloacaux qui délimitent l'orifice du conduit cloacal se rapprochent par un mouvement semblable à celui qui a présidé à la formation des plis latéraux et de la cloison uréthro-rectale : il se terminera par la production du rudiment périnéal.

Celui-ci s'épaissira de bonne heure; à cet effet, je renvoie, aux coupes longitudinales (fig. 34 et 44), qui laissent distinguer en *raa* une saillie mésodermique, en regard du repli postanal : c'est le rudiment périnéal qui, constituant la limite antérieure de l'orifice rectal, sera désigné par l'expression de *repli préanal* (*raa*).

Telles sont les notions que donnent les vues de face et les coupes longitudinales et médianes; mais, pour établir l'origine et l'évolution de ces diverses parties, il est de toute nécessité d'examiner et de comparer des sections faites en divers sens.

Les figures 30, 31 et 32, représentant des coupes parallèles à la face inférieure du repli postanal, nous renseignent seulement sur la terminaison du tube digestif (*r*), en avant de la dépression sous-caudale. Sur un embryon plus âgé (fig. 37), le repli postanal (*rap*) est très prononcé et est limité, en avant, par l'épithélium du tube digestif et, du côté dorsal, par la dépression sous-caudale. Il atteint une hauteur bien faible, puisque, sur la figure 36, on n'aperçoit encore que le sillon cloacal, tandis que sur la fig. 38 (deux coupes plus haut que 36), la dépression sous-caudale n'existe plus que d'un côté en raison de la section légèrement oblique. Cette même figure met en lumière ce fait que le repli postanal n'est que la partie inférieure du tissu mésodermique, qui entoure le rectum et relie l'éminence cloacale à la région sacrée et caudale. Enfin, ces mêmes coupes transversales (fig. 31, 32, 37 et 38), sont bien propres à faire voir que les replis préanal (*ure*) et postanal (*rap*) se rejoignent sur les côtés de l'orifice inférieur du tube digestif, de façon à former un anneau complet à ce dernier.

Nous passons maintenant à l'étude d'un stade un peu plus avancé,

1. Ce *Journal*, 1884, p. 246.

par exemple à l'examen du lapin au seizième jour de la vie embryonnaire et long de 16 à 17 millimètres. La vue en surface de la région ano-génitale (fig. 43) nous montre que l'éminence ano-génitale présente deux parties bien distinctes : en avant le tubercule génital (*tg*) haut de 1 millimètre environ ; son sommet conique se continue avec une partie basilaire (*rg*), divisée par le sillon génital (portion antérieure du sillon cloacal) en deux renflements latéraux ou *replis génitaux* (*rg*). En arrière des replis génitaux existe un pont transversal, le rudiment périnéal (*p*). Tandis que le bord antérieur de ce dernier est continu aux replis génitaux sur les côtés et à une petite échancrure qui se trouve près de la ligne médiane, le bord postérieur du rudiment périnéal constitue un large repli, le repli *préanal* (*raa*), situé en avant d'une fissure transversale (*da*). Celle-ci est limitée en arrière par un autre repli (*rap*), le repli postanal, qu'une gouttière transversale sépare de la queue (*cau*), sectionnée horizontalement.

A quelle partie de la fissure transversale, que j'appellerai *anale*, aboutit la terminaison du rectum? Avec un peu d'attention, on aperçoit, en arrière d'une légère saillie qui se trouve sur la partie médiane du périnée, une petite fossette (*r*) : c'est l'orifice rectal. Pour s'assurer du fait que c'est là la terminaison du rectum, il suffit de procéder de la façon suivante : après avoir fixé l'embryon à l'aide d'un peu de cire à modeler ou mieux d'une feuille de plomb laminée, on écarte du tronc la base de l'éminence cloacale et on récline l'appendice caudal en arrière. Dans ces conditions, et en se servant de la loupe, on voit que la fossette médiane se continue profondément avec la partie terminale du tube digestif. Cette fossette représente ainsi une gouttière dont la paroi antérieure est formée par la cloison uréthro-rectale et dont les parois latérales sont constituées par le prolongement vertical des parois latérales du rectum. La paroi postérieure du rectum semble faire défaut sur toute la hauteur de la dépression anale, mais les coupes montrent qu'il n'en est rien : c'est la traction opérée pour déplier la dépression anale qui a entraîné la mince paroi postérieure et qui a déchiré la partie terminale du rectum. La fossette décrite plus haut est donc l'orifice terminal de l'intestin inférieur.

En résumé, l'orifice rectal s'ouvre dans une dépression dite anale, elle est limitée en avant par la cloison uréthro-rectale qui lui forme une lèvre antérieure ou *repli préanal*, et en arrière par la

portion postanale de l'éminence cloacale ou repli postanal. Ces deux replis se rejoignent sur les côtés comme les replis latéraux du cloaque ont fait le long de la cavité cloacale.

La seule différence essentielle est la forme de fente transversale qu'affecte cette partie terminale du tube digestif, tandis que plus haut le rectum présente partout, sur les coupes transversales, une section plus ou moins arrondie.

Si au lieu d'un embryon de lapin l'on examine des embryons de porc et de mouton longs de 1 cm. 5 à 1 cm. 8, on peut constater des faits absolument identiques.

Ceci posé, il s'agit de savoir comment a pris naissance la fente transversale de la dépression anale et de nous rendre compte des phénomènes évolutifs qui se passent dans la région et qui aboutiront à la production de l'orifice anal de l'adulte, lequel aura plus tard une configuration bien différente. Il nous faut étudier, à cet effet, les coupes transversales de la région. Nous commencerons par celles d'un embryon de mouton long de 1 cm. 8.

En partant d'une section horizontale et transversale, comprenant l'extrémité postérieure et inférieure de l'éminence ano-génitale, telle qu'elle est donnée sur la figure 39 (dont la section correspond à celle de la figure 36), on reconnaît aisément en *lu* le sillon cloacal limité de part et d'autre par les lames cloacales. L'épithélium du sillon cloacal se continue vers la face postérieure des replis cloacaux (*rcl*) avec celui qui tapisse la dépression sous-caudale (*ds*). Les replis cloacaux se sont rapprochés vers l'extrémité postérieure pour diviser le sillon cloacal en une portion antérieure ou uréthrale et en une portion postérieure plus petite ou anale. Les deux replis cloacaux sont devenus ano-génitaux.

La figure 40 représente une section passant par la limite du sillon cloacal et du conduit cloacal, l'étranglement est presque complet et les deux replis ano-génitaux sont arrivés au contact. Au centre même de l'angle formé par la rencontre des crêtes (*pmcl*) des replis ano-génitaux, d'une part, et de la partie médiane de la région caudale, d'autre part, on aperçoit un espace vide (*a*) : les coupes sus-jacentes montreront que celui-ci n'est que la continuation de la lumière même de l'intestin inférieur. Il est limité en avant par les crêtes médianes (*pmcl*) des replis ano-génitaux et en arrière par la face antérieure de la région caudale (*ds*).

Passant ensuite à la coupe sus-jacente (fig. 41), nous constatons

que l'orifice anal (*a*) s'est élargi considérablement. Il est circonscrit en avant par la rencontre de replis ano-génitaux, qui vont constituer le bord inférieur de la cloison uréthro-rectale et, en arrière, par le repli postanal (*rap*). Ce dernier est toujours séparé de la région caudale par la dépression sous-caudale (*ds*).

Enfin la figure 42, qui représente une section plus élevée de la région, montre la forme ovalaire à grand axe transversal de la fente anale, circonscrite en avant par le repli préanal et la cloison uréthro-rectale et en arrière par le repli postanal (*rap*). Ces deux replis en se rejoignant forment deux commissures latérales.

L'examen des embryons longs de 1 cm. 5 à 1 cm. 8, nous permet donc de comprendre de quelle façon se forment le rudiment périnéal d'une part, la dépression anale de l'autre. Disons de suite que l'origine de l'un et de l'autre est due à la continuation du processus que nous avons appris à connaître dans le chapitre précédent; les replis ano-génitaux en se soudant en *pmcl* séparent le canal de l'urèthre de l'orifice rectal et constituent en même temps l'ébauche du périnée. Cependant, au niveau de cette dernière, le segment tout terminal du tube digestif prend dès le début un aspect et une forme qui diffèrent considérablement de ce que nous avons vu jusqu'ici. Cette configuration de fente transversale est déjà bien nette sur la fig. 37; elle se prononce sur le mouton de 1 cm. 8 (fig. 41), et enfin sur les fig. 45 et 46, se rapportant à un embryon de mouton de 2 cm. 8, la fente anale est arrivée à son maximum de développement. La fig. 45 représente une coupe légèrement oblique, de telle sorte qu'à gauche la section affleure le bord de la dépression anale ; à droite, le repli préanal (*raa*) et le postanal (*rap*) se rejoignent en formant la commissure latérale. Une coupe plus haut (fig. 46), le diamètre transversal du segment anal l'emporte encore considérablement sur l'antéro-postérieur, bien que les contours du canal commencent à se froncer.

La dépression anale a été signalée par Rathke sous le nom de *fissure transversale* et, depuis, elle a été observée par tous les embryologistes qui ont regardé la région avec attention ; mais personne, que je sache, n'a cherché à expliquer le mode de formation de cette fente transversale qui, par sa configuration, tranche singulièrement sur le reste du tube digestif. Il est cependant facile d'élucider sa genèse; il nous suffit de récapituler les phénomènes évolutifs auxquels nous venons d'assister. Les figures 36, 37, 39 et 40

nous montrent que l'orifice du conduit cloacal se prolonge en bas dans la gouttière cloacale; il est limité en arrière (fig. 37 et 41) par le repli postanal (*rap*) et, sur les côtés, par les replis ano-génitaux (*rag*). Le repli postanal subit l'accroissement général; mais il n'est pas le siège d'un mouvement de réflexion; les replis ano-génitaux, au contraire, convergent fortement en bas et en dedans vers la ligne médiane, se recourbent l'un vers l'autre en constituant des plis ou des crêtes (*pmcl*, fig. 37 et 41).

Celles-ci, en s'avançant l'une vers l'autre, vers la ligne médiane, allongent transversalement l'espace qui sépare la lèvre antérieure de l'orifice cloacal d'avec la lèvre postérieure ou repli postanal. Nous connaissons l'origine impaire de ce dernier, et nous voyons que la soudure des replis ano-génitaux donne naissance au *repli préanal*, *rudiment périnéal*, dont le mode de naissance est le même que celui de la cloison uréthro-rectale : c'est le résultat de la fusion de deux plis pairs et symétriques. Les plis latéraux du cloaque et du conduit cloacal se forment à la ligne de jonction de la partie ventrale et de la partie dorsale de l'éminence cloacale et divisent la cavité en deux canaux dont le dorsal (intestin ou rectum) est circulaire. Il n'en est plus de même au-dessous de l'orifice externe du conduit cloacal : le repli postanal ne prend plus part à la formation du repli limitant en avant la dépression anale; les replis ano-génitaux seuls, constitués de chaque côté par les lèvres de la partie antérieure de l'éminence cloacale, vont se porter l'un vers l'autre pour former le repli préanal : c'est là la cause de la *fente transversale* que figure la dépression anale.

III. — TRANSFORMATION DE LA DÉPRESSION ANALE EN RÉGION ANALE DÉFINITIVE.

La dépression anale subit des modifications de forme remarquables pendant la vie embryonnaire et fœtale. A cet effet, nous allons comparer la vue de face de la région ano-génitale d'un lapin de 3 cm. 5 (fig. 63) à celle d'un lapin du 16e jour [1] (fig. 43).

En *tg*, on aperçoit le tubercule génital dont le sommet est recourbé en arrière par-dessus le périnée (*p*). Celui-ci présente

1. A la suite d'une erreur dans la disposition des figures, les dessins 61, 62 et 63 ont été renversés, par rapport au dessin 43.

sur chaque face latérale une fossette (*et*) qui indique la limite entre la région anale et la région génitale.

Ensuite, au centre de cette dernière, on voit une fente triangulaire (*da*), dont la base est transversale et le sommet dirigé vers le périnée. Elle est limitée en arrière par un repli formant une saillie transversale (*rap*) et en avant par le repli préanal (*raa*). Ce dernier est subdivisé en deux tubercules symétriques par une dépression linéaire qui part du milieu de la dépression anale. Une gouttière arrondie sépare le repli postanal de la base de la queue (*cau*), qui a été sectionnée. On voit que les extrémités du repli postanal vont rejoindre latéralement les tubercules du repli préanal.

La différence d'aspect de la dépression anale sur le lapin de 3 cm. 5 se traduit par la diminution du diamètre transversal et par la présence de deux tubercules sur le repli préanal qui, par la saillie inférieure et postérieure qu'ils constituent, ont déterminé la forme triangulaire de la région anale.

Nous avons étudié (p. 160) en détail la formation de la dépression anale sur le mouton; les vues de face donnent de la région ano-génitale des aspects identiques à ceux que représente le lapin long de 1 cm. 6 (16e jour). Sur le porc, c'est la même chose. La dépression anale figure pendant longtemps une fente transversale sur des embryons de plus en plus âgés : il suffit de regarder les figures 45 et 46, qui se rapportent à des embryons de mouton de 2 cm. 8, pour se convaincre que la dépression anale (*da*) affecte ici la même forme et est limitée par les replis postanal et préanal, tels que nous les connaissons sur le lapin.

En nous adressant à des fœtus, nous allons assister aux modifications de forme de la dépression anale et des replis qui la circonscrivent. Sur le mouton de 7 cm. de long (fig. 61), on distingue aisément la dépression anale (*da*) à grand diamètre transversal; en comparant le dessin à la fig. 43, qui représente un lapin, il est vrai, mais qui donne la configuration des parties sur un embryon de mouton ou de porc de même taille, on observe des changements notables : l'étendue transversale de la fente anale a diminué; le repli postanal a gagné en hauteur de même que le repli préanal et, en se réunissant par leurs extrémités, ces deux replis constituent une sorte d'anneau, ayant encore un grand diamètre transversal (*bourrelet anal*) qui embrasse la dépression anale. Du milieu du repli préanal part une crête médiane et sagittale (*rp*) qui est le

raphé périnéal. Signalons enfin une saillie qui entoure latéralement la région anale : elle s'étend de chaque côté du périnée à la base de la queue et sa face interne est séparée du bourrelet anal par une dépression circulaire. On peut donner le nom de repli *périnéo-caudal* à cette saillie externe.

Examinons à présent la figure 62, qui donne l'aspect de la région ano-périnéale sur un fœtus de mouton de 15 centimètres de long : le repli périnéocaudal (*rc*) est de plus en plus nettement séparé du bourrelet anal par une profonde gouttière circulaire. Le bourrelet anal laisse distinguer un repli postanal et préanal, mais sa configuration est bien différente de ce qu'elle était jusque-là. Le repli postanal présente de chaque côté de la ligne médiane deux tubercules, séparés par une petite incisure; sur les parties latérales, là même où le repli postanal se continue avec les extrémités du repli préanal, on remarque une portion saillante; ensuite, le repli préanal offre un épaississement analogue à l'endroit où aboutit l'extrémité postérieure du raphé périnéal (*rp*). Enfin, fait le plus frappant, la dépression anale a pris une forme étoilée.

Sur le porc, les modifications de forme de la dépression anale sont analogues à ce que nous venons de voir sur le mouton. Dans l'espèce humaine, les choses se passent d'une façon identique, si je m'en rapporte aux dessins donnés par P. Reichel [1] et par Tourneux [2].

Reichel a signalé, en arrière du cloaque et de la fissure transversale de Rathke (*dépression anale*), la présence de deux saillies, qu'il appelle *tubercules anaux*, séparés par une profonde gouttière de la région coccygienne. Ce sont des saillies semblables à celles qu'on voit sur la figure 62.

M. Tourneux dessine et décrit des choses identiques : p. 241 du mémoire cité, l'auteur insiste sur la configuration du bourrelet anal, formé d'un lobe postérieur, de deux lobes latéraux, auxquels viennent se juxtaposer en avant, sur des fœtus plus âgés, deux petits lobes moins élevés. Ces derniers paraissent s'être développés aux dépens de la cloison périnéale.

Voilà pour l'aspect extérieur. Si maintenant nous voulons nous rendre compte des phénomènes évolutifs qui ont amené ces chan-

1. *Entwickelung des Dammes u. ihre Bedeutung f. die Entstehung*, etc. (*Archiv. f. Geburtshülfe u. Gynaekologie*, Bd. XIV, 1888, p. 82.)
2. *Loc. cit.*, 1889, fig. 1, 2, 3, 4 et 5.

gements de forme, il est nécessaire de mettre les coupes antéro-postérieures en regard des coupes horizontales portant sur la région ano-périnéale.

La figure 64 est une section transversale de la région anale d'un lapin de 3 cm. 5 de long : le repli postanal (*rap*) est séparé par la dépression (*ds*) de la région caudale (*cau*); sur les côtés de la dépression anale (*a*) ayant la forme triangulaire de la fig. 63, on reconnaît de quelle façon il se continue sur les côtés, avec le repli préanal (*raa*). Enfin, le bourrelet anal, que constituent ces deux replis, commence à se délimiter par un étranglement (*et*) de la région génitale. On voit l'ébauche du muscle sphincter externe (*sphe*) se continuant et s'entre-croisant avec le bulbo-caverneux.

Sur un fœtus de lièvre de 5 centimètres de long (fig. 65), la dépression anale a pris une forme plus nettement triangulaire, et son diamètre transversal ne dépasse plus guère son étendue antéro-postérieure. On distingue mieux le sphincter externe (*sphe*), et, la coupe passant plus haut, on aperçoit le bord inférieur du sphincter interne (*sphi*). Cependant le changement le plus frappant consiste dans le rapprochement, vers la ligne médiane, des deux fossettes (*et*) qui resserrent de plus en plus le pont de substance unissant la région anale à la région génitale.

Ces faits nous prouvent sans conteste que les replis préanal et postanal subissent, pendant la croissance, un mouvement de rapprochement plus prononcé dans le sens transversal que dans le sens antéro-postérieur. Rathke (*loc. cit.*, p. 64) avait déjà essayé d'expliquer la disparition de la fissure transversale (*dépression anale*) par le fait du développement des sphincters. La comparaison de l'aspect en surface des replis postanal et préanal avec les coupes horizontales montre : 1° que le rapprochement des replis ano-génitaux aboutit à la formation du repli préanal; 2° que plus tard ce mouvement se continuant et portant aussi bien sur les parties latérales du repli préanal que sur celles du repli postanal, la dépression anale à grand diamètre transversal devient triangulaire sur le lapin, étoilée sur les ruminants et le porc, et affecte la forme d'une fissure sagittale sur les fœtus humains.

Direction du rectum et de la région anale. — Sur les jeunes embryons (fig. 1, 21, 22) le segment terminal du tube digestif a un parcours curviligne à concavité antérieure ou ventrale; il en est

de même du conduit cloacal. On voit déjà cette courbe se modifier sur le lapin de 15 jours (fig. 28), sur le porc long de 1 cm. 8 (fig. 34) et sur celui de 2 cm. 5 (fig. 44).

Nous savons, et les figures le prouvent surabondamment, que ces modifications sont survenues à la suite de l'épaississement des lames cloacales, de la soudure des replis ano-génitaux sur la ligne médiane et de la formation du rudiment périnéal.

Cette disposition s'accentuera davantage, quand le repli préanal (*raa*) augmentera de hauteur et d'épaisseur (fig. 69) et que les faisceaux des sphincters s'y différencieront.

Le repli préanal formera une saillie d'autant plus notable que le périnée sera plus développé lui-même. Cette circonstance explique son extension postérieure (dorsale), de sorte que le repli postanal, bien que s'épaississant également, semble être refoulé en arrière dans la dépression sous-caudale (fig. 69 à 73). Le professeur Sappey signale la situation plus antérieure de l'anus chez la femme : il est possible que cela soit dû, en partie, au moindre développement qu'acquiert le périnée dans ce sexe.

Pendant ces changements de direction, on observe la genèse des deux anneaux musculaires qui produiront l'occlusion du bout terminal du tube digestif. Indiqués déjà par des amas d'éléments plus serrés sur les embryons de 1 cm. 5 à 2 cm. 5 (fig. 34 et 44), on constate sur l'embryon de mouton de 2 cm. 8, la différenciation très nette de la tunique musculaire.

Sur l'embryon de mouton de 2 cm. 8, on voit mieux encore la limite inférieure de la tunique musculaire lisse du rectum (fig. 69); à un grossissement convenable, on observe également dans le repli préanal et postanal la section des éléments devenant les fibres musculaires striées, qui constituent le sphincter externe embryonnaire (*sphe*).

Sur le porc de 5 centimètres de long, les faisceaux striés du sphincter externe sont très accusés et forment un anneau plus large que celui qui constitue le sphincter interne autour de la région anale.

Il me reste à suivre les modifications des éléments épithéliaux dans le rectum et la région anale.

Nous avons vu (p. 140) qu'à l'origine le segment terminal du tube digestif est tapissé d'éléments épithéliaux dans lesquels il est impossible de reconnaître des différences en les comparant à ceux de l'ectoderme.

Il n'en est plus de même plus tard.

Sur le mouton de 2 cm. 8 (fig. 69), le revêtement épithélial du rectum est formé de couches épaisses de cellules prismatiques ayant une épaisseur de 0 mm. 6; puis, à une certaine distance du niveau inférieur de la couche musculaire lisse, les éléments superficiels prennent une forme polyédrique et pavimenteuse, et toutes les assises cellulaires atteignent un diamètre de 1 millimètre sur toute la longueur de la région anale. Cette couche épithéliale se continue, au pourtour de la dépression anale, avec l'épiderme qui a une composition identique, mais qui n'a que la moitié de son diamètre, à savoir 0 mm. 5.

Sur le porc de 5 centimètres de long (fig. 70) et sur les fœtus plus âgés, ces faits vont en s'accentuant, de sorte que les différences se prononceront de plus en plus entre le revêtement épithélial du rectum et celui de la région anale.

Je m'abstiens de détailler la structure de ces segments du tube digestif sur le lapin, parce qu'ils offrent chacun une constitution identique à ce que nous venons d'étudier sur le porc.

J'ajoute que c'est absolument la même chose sur les embryons et fœtus humains, bien que les figures 67 et 68, en raison du faible grossissement, ne donnent guère l'aspect différent de l'épithélium stratifié et polyédrique de la région anale (fig. 67) et de l'épithélium prismatique du rectum.

La continuation de ces deux sortes d'épithélium se fait d'une façon plus ou moins brusque, mais point au même niveau sur la paroi antérieure que sur la postérieure : l'une des grosses colonnes de Morgagni de la face antéro-latérale a conservé son revêtement polyédrique stratifié, dans l'embryon précédent, sur une longueur de cinq coupes, alors que tout le reste de la muqueuse était recouvert, sur cette même étendue, d'épithélium prismatique.

En connaissance des notions relatives aux phénomènes morphologiques de la région anale, nous devons nous poser la question suivante : est-elle d'origine entodermique ou ectodermique?

Nous avons noté (p. 146) que l'orifice cloacal est entouré du feuillet fibro-cutané et de cellules ectodermiques à l'époque où s'établit la communication du cloaque avec l'extérieur. L'étude de l'éminence génitale nous a montré que son allongement est dû à la croissance des replis cloacaux; mais en même temps, ceux-ci s'accolent sur la ligne médiane et prolongent l'orifice cloacal en le

de même du conduit cloacal. On voit déjà cette courbe se modifier sur le lapin de 15 jours (fig. 28), sur le porc long de 1 cm. 8 (fig. 34) et sur celui de 2 cm. 5 (fig. 44).

Nous savons, et les figures le prouvent surabondamment, que ces modifications sont survenues à la suite de l'épaississement des lames cloacales, de la soudure des replis ano-génitaux sur la ligne médiane et de la formation du rudiment périnéal.

Cette disposition s'accentuera davantage, quand le repli préanal (*raa*) augmentera de hauteur et d'épaisseur (fig. 69) et que les faisceaux des sphincters s'y différencieront.

Le repli préanal formera une saillie d'autant plus notable que le périnée sera plus développé lui-même. Cette circonstance explique son extension postérieure (dorsale), de sorte que le repli postanal, bien que s'épaississant également, semble être refoulé en arrière dans la dépression sous-caudale (fig. 69 à 73). Le professeur Sappey signale la situation plus antérieure de l'anus chez la femme : il est possible que cela soit dû, en partie, au moindre développement qu'acquiert le périnée dans ce sexe.

Pendant ces changements de direction, on observe la genèse des deux anneaux musculaires qui produiront l'occlusion du bout terminal du tube digestif. Indiqués déjà par des amas d'éléments plus serrés sur les embryons de 1 cm. 5 à 2 cm. 5 (fig. 34 et 44), on constate sur l'embryon de mouton de 2 cm. 8, la différenciation très nette de la tunique musculaire.

Sur l'embryon de mouton de 2 cm. 8, on voit mieux encore la limite inférieure de la tunique musculaire lisse du rectum (fig. 69) ; à un grossissement convenable, on observe également dans le repli préanal et postanal la section des éléments devenant les fibres musculaires striées, qui constituent le sphincter externe embryonnaire (*sphe*).

Sur le porc de 5 centimètres de long, les faisceaux striés du sphincter externe sont très accusés et forment un anneau plus large que celui qui constitue le sphincter interne autour de la région anale.

Il me reste à suivre les modifications des éléments épithéliaux dans le rectum et la région anale.

Nous avons vu (p. 140) qu'à l'origine le segment terminal du tube digestif est tapissé d'éléments épithéliaux dans lesquels il est impossible de reconnaître des différences en les comparant à ceux de l'ectoderme.

Il n'en est plus de même plus tard.

Sur le mouton de 2 cm. 8 (fig. 69), le revêtement épithélial du rectum est formé de couches épaisses de cellules prismatiques ayant une épaisseur de 0 mm. 6; puis, à une certaine distance du niveau inférieur de la couche musculaire lisse, les éléments superficiels prennent une forme polyédrique et pavimenteuse, et toutes les assises cellulaires atteignent un diamètre de 1 millimètre sur toute la longueur de la région anale. Cette couche épithéliale se continue, au pourtour de la dépression anale, avec l'épiderme qui a une composition identique, mais qui n'a que la moitié de son diamètre, à savoir 0 mm. 5.

Sur le porc de 5 centimètres de long (fig. 70) et sur les fœtus plus âgés, ces faits vont en s'accentuant, de sorte que les différences se prononceront de plus en plus entre le revêtement épithélial du rectum et celui de la région anale.

Je m'abstiens de détailler la structure de ces segments du tube digestif sur le lapin, parce qu'ils offrent chacun une constitution identique à ce que nous venons d'étudier sur le porc.

J'ajoute que c'est absolument la même chose sur les embryons et fœtus humains, bien que les figures 67 et 68, en raison du faible grossissement, ne donnent guère l'aspect différent de l'épithélium stratifié et polyédrique de la région anale (fig. 67) et de l'épithélium prismatique du rectum.

La continuation de ces deux sortes d'épithélium se fait d'une façon plus ou moins brusque, mais point au même niveau sur la paroi antérieure que sur la postérieure : l'une des grosses colonnes de Morgagni de la face antéro-latérale a conservé son revêtement polyédrique stratifié, dans l'embryon précédent, sur une longueur de cinq coupes, alors que tout le reste de la muqueuse était recouvert, sur cette même étendue, d'épithélium prismatique.

En connaissance des notions relatives aux phénomènes morphologiques de la région anale, nous devons nous poser la question suivante : est-elle d'origine entodermique ou ectodermique?

Nous avons noté (p. 146) que l'orifice cloacal est entouré du feuillet fibro-cutané et de cellules ectodermiques à l'époque où s'établit la communication du cloaque avec l'extérieur. L'étude de l'éminence génitale nous a montré que son allongement est dû à la croissance des replis cloacaux; mais en même temps, ceux-ci s'accolent sur la ligne médiane et prolongent l'orifice cloacal en le

transformant en conduit cloacal. Ce processus si simple, qui se répétera sur toute la longueur du pénis pour la formation du canal de l'urèthre, pourrait faire admettre que les éléments épithéliaux du conduit cloacal (bouchon cloacal de Tourneux) se sont formés sur place et dérivent des cellules ectodermiques qui tapissent à l'origine l'éminence cloacale. Il en est de même des éléments mésodermiques qui les supportent.

Que les choses se passent ainsi dans le conduit cloacal ou que ce dernier soit tapissé d'entoderme, comme un certain nombre d'auteurs sont tentés, à tort selon moi, de l'admettre, peu importe lorsqu'il s'agit de rechercher l'origine des tissus de la dépression et de la région anales. En effet, l'étude morphologique précédente nous a montré que les replis ano-génitaux, qui constituent les lèvres de l'orifice cloacal, concourent, en se repliant et en s'épaississant, à délimiter entièrement la dépression anale. Or, la comparaison des figures 1, 2, 3, 21 et 22 ne laissent aucun doute sur l'origine ectodermique de tout le revêtement externe de l'éminence cloacale.

L'accroissement et l'épaississement des replis postanal et préanal ont simplement pour conséquence de rendre interne, par rapport à la dépression anale, ce qui auparavant était tourné au dehors.

L'allongement vertical de la dépression anale, sa transformation en région anale, ainsi que le mode d'origine du feuillet épithélial, ne peuvent mieux s'expliquèr qu'en les comparant au développement de portion palpébrale de la conjonctive. Dans les deux cas, on voit se constituer des replis de la peau, par épaississement du mésoderme : les rudiments de ces replis marchent à la rencontre l'un de l'autre et délimitent ainsi, d'une part l'espace oculo-palpébral, et de l'autre la dépression anale.

Ce processus nous éclaire sur la provenance ectodermique de l'épithélium qui tapisse la face interne de ces replis, sans qu'il y ait besoin d'invoquer une invagination du feuillet corné (*cloaque externe des anciens*).

Il semble donc que la morphologie et l'histogenèse sont d'accord avec la structure normale de l'adulte et les productions pathologiques, pour qu'on soit en droit d'admettre que la région anale est d'origine fibro-cutanée quant au derme et aux tuniques musculaires, et de provenance ectodermique pour ce qui concerne le revêtement épithélial.

Mais poursuivons les changements de forme dont la région anale

est le siège, et qui vont aboutir à la production d'un espace resserré, d'une espèce de filière terminant le tube digestif.

A mesure que la tunique musculaire lisse se constitue à l'extrémité inférieure du rectum et que l'anneau des fibres striées (*sphe*) se produit dans le bourrelet anal, les lèvres de la région anale se rapprochent et forment un détroit très resserré, dont la lumière est bien plus étroite que celle du rectum.

Les coupes transversales (fig. 64, 65 et 66) concordent avec les longitudinales et nous indiquent que les parois qui limitent latéralement la région anale participent au même épaississement. Sur ces entrefaites, la muqueuse change d'aspect.

Déjà sur les figures 45 et 46 (embryon de mouton de 2 cent. 8) les bords de la dépression anale commencent à devenir irréguliers.

Sur le lapin de 5 centimètres de long (fig. 65), la portion externe de la région anale est triangulaire; une coupe plus haut (fig. 66), la muqueuse présente des saillies longitudinales, lesquelles figurent des crêtes sur la section en travers.

Enfin, si nous examinons les coupes 67 et 68 qui se rapportent à un embryon humain long de 9 cent. du vertex au coccyx et de 13 cent. du vertex au talon (fin du quatrième mois de la vie intra-utérine), nous voyons : 1° que la fente anale à grand diamètre antéro-postérieur est circonscrite par des plis irréguliers, sur l'extrémité inférieure de la région anale, là où elle n'est entourée que du sphincter externe (fig. 67); 2° que plus haut, au niveau du sphincter interne (*sphi*) et du sphincter externe (*sphe*), ces plis sont plus nombreux et plus saillants (fig. 68).

En considérant des fœtus plus âgés, on observe sur la muqueuse anale, à sa jonction avec le rectum, des plis très nombreux. Les plus volumineux, au nombre de 3 à 8, affectent la forme des saillies décrites par les auteurs sous le nom de *colonnes* de Morgagni. Mais il en existe d'autres plus nombreux, situés sur les premiers ou dans leur intervalle; ils donnent un aspect froncé à la région anale. La coupe 68 explique très bien les vues de face, puisqu'elle montre que les grosses saillies ou colonnes de Morgagni sont découpées elles-mêmes en plis secondaires et que, dans leur intervalle, on en remarque de semblables.

Sur l'adulte, on aperçoit également, comme je m'en suis assuré sur trois suppliciés, une quantité de petites saillies sur les colonnes de Morgagni ainsi que dans leur intervalle.

Les faits de développement nous donnent aisément l'explication de ces phénomènes : d'abord lisse, la muqueuse anale se fronce au fur et à mesure que le bourrelet anal s'épaissit et que les commissures latérales de la dépression anale se rapprochent dans le sens transversal. Sans revenir ici sur la configuration variable que la région anale prendra sur les fœtus des diverses espèces, je rappellerai cependant que chez l'homme la fente anale affecte la forme d'une fissure à grand diamètre antéro-postérieur. Celle-ci restera ainsi lorsqu'on l'observe dans l'état d'intégrité, de telle sorte que, sur l'adulte, l'anus ne sera pas un canal circulaire, comme on l'admet classiquement, mais un conduit oblong dont le grand diamètre est sagittal, l'emportant, de beaucoup, sur le diamètre latéral. J'ai vérifié ce fait sur des suppliciés peu de temps après la décollation.

La forme de la région anale sur le fœtus et l'adulte, ainsi que la formation des saillies verticales de la muqueuse, me paraissent reconnaître la même cause : le retrait et le resserrement de la muqueuse sous l'influence du rapprochement et de l'épaississement des replis postanaux et préanaux, ainsi que des commissures latérales. Le bourrelet circulaire que déterminent ainsi les sphincters de l'anus soulèvera la muqueuse anale à sa jonction avec le rectum. Comme les deux muqueuses, anale et rectale, se continuent directement l'une avec l'autre, il en résultera une ligne festonnée correspondant au bord libre des valvules semi-lunaires. Ce bord libre est relié par des replis à la muqueuse rectale, et, comme celle-ci est plus étendue entre deux replis, elle formera entre les arcades et festons des sortes de godets ou sinus de Morgagni. Pour me servir d'une comparaison banale, les choses se passent de la même façon que lorsqu'on saisit une serviette à pleine main : on produit une série de plis verticaux dans la région étreinte, et à l'endroit où ceux-ci se continuent avec la partie non resserrée, on observe des dépressions en cul-de-sac et la présence d'une ligne festonnée et sinueuse.

IV. — Conclusions et critique relatives a la formation du rudiment périnéal et de l'anus.

L'éminence cloacale est divisée par le conduit cloacal (fig. 1, 21, 22) en une portion antérieure et en une portion postérieure, lesquelles sont reliées l'une à l'autre par les replis cloacaux (*rcl*, fig. 5 à 8, fig. 11 à 14 et fig. 17 et 18). La portion antérieure devient

ano-génitale au fur et à mesure que se fait le cloisonnement du cloaque : à cet effet, les replis cloacaux s'accroissent en avant (*rcl*, fig. 23, 24, 29, 30; puis 35 à 37 et 39 à 41), se replient, et se réfléchissent en bas autour du prolongement idéal de l'orifice cloacal. Les replis cloacaux, devenus ano-génitaux, déterminent ainsi la formation d'une gouttière ouverte en bas (du côté de la queue) : c'est le sillon cloacal ou ano-génital (*scl*) revêtu par une double lame épithéliale (*ur*). Vers l'orifice externe du conduit cloacal, ces deux replis ano-génitaux se rapprochent (en *pmcl*, fig. 29 et 30, fig. 36 et 37 et fig. 39 à 41), puis se soudent vers la partie postérieure du conduit (en *ure*, fig. 31, 38 et 42), pour constituer l'extrémité inférieure de la cloison uréthro-rectale et en dernier lieu le *rudiment périnéal*. La partie postérieure de ce dernier forme en même temps le repli qui limite en avant le segment terminal du tube digestif ou *repli préanal*.

La portion de l'éminence cloacale (*rap*) située entre l'orifice externe du conduit cloacal et le fond de la dépression sous-caudale a un accroissement bien moindre : elle ne se replie pas vers la ligne médiane ; elle se borne à s'épaissir et à faire une saillie de plus en plus marquée dans la dépression sous-caudale (voir toutes les figures sagittales, et les coupes transversales représentées en 37, 41 et 42).

Ses deux moitiés latérales restent simplement en continuité avec les extrémités externes du repli préanal, et cette portion postérieure de l'éminence cloacale forme un repli limitant l'orifice inférieur du tube digestif : c'est le *repli postanal*, relié à ses deux extrémités, aux replis ano-génitaux. La fente transversale qu'il délimite avec ces derniers est la *dépression anale* (*da*), dans laquelle s'ouvre l'orifice rectal.

En comparant ces conclusions à celles des auteurs qui se sont occupés de la question, nous allons mieux en concevoir la portée.

On a décrit jusqu'aujourd'hui sous le nom de *tubercule génital* toute la région cloacale située en avant de l'orifice du conduit cloacal, en omettant de signaler ce fait que toute la partie postérieure contribue à former la moitié antérieure de la région anale.

Voici ce qu'en a dit Tiedemann [1], il y a près d'un siècle :

« Au devant de l'orifice cloacal, il se produit un renflement, dit *phal-*

1. *Anatomie der kopflosen Missgeburten*, Landshut, 1813.

lus ou *tubercule génital*, et de chaque côté de ce dernier un repli demi-circulaire, le *repli génital*. Un sillon parcourt le tubercule à partir de l'orifice cloacal jusque vers le sommet, c'est le sillon génital. Puis un pont cutané, *rudiment périnéal*, vient séparer le sillon génital, de l'orifice postérieur ou anal. Ces phénomènes se produisent dans les deux sexes. Les choses restent à peu près dans cet état, pour ce qui concerne le sexe féminin, tandis que, dans le sexe masculin, les bords du sillon génital se soudent pour constituer le canal de l'urèthre.

J. Müller, J. Fr. Meckel, Rathke ont confirmé, dans son ensemble, la description de Tiedemann; les atlas de Erd et Ecker [1] ont montré combien ces observations sont exactes. Aussi ont-elles été reproduites dans les livres d'anatomie les plus récents.

Telle est la description, restée classique, de la formation des organes génitaux externes, du périnée et de l'anus. En un mot, les livres didactiques se sont contentés jusqu'aujourd'hui d'exposer l'évolution des formes extérieures, sans pénétrer davantage dans la connaissance des phénomènes qui président à l'enchaînement des faits.

Nous ferons observer cependant que depuis longtemps on a cherché à surmonter, dans des mémoires spéciaux, les difficultés dont sont hérissés les problèmes concernant l'origine du périnée et de son raphé, ainsi que le développement de la région anale.

Avant de citer les diverses opinions qui existent sur ces questions, je ferai une remarque générale sur la manière dont on comprend l'évolution du cloaque. Gegenbaur résume l'opinion classique de la façon suivante (*loc. cit.*, p. 712) : « Pendant l'allongement du tubercule génital et la formation du bourrelet génital, le fond du cloaque s'est rapproché de la surface, phénomène qui est facile à comprendre si l'on tient compte que les parois latérales du cloaque ne se sont pas développées autant que les autres parties. »

A l'encontre de ces assertions, nous avons vu, dans les chapitres précédents, que le fond du cloaque reste où il était et que le rapprochement et la croissance de ses lames latérales opèrent sa division.

Pour ce qui concerne l'intervalle (*périnée*) qui existe entre la terminaison du tube digestif (*anus*) et le scrotum chez l'homme, la vulve chez la femme, trois explications ont cours au sujet de son mode de formation.

H. Rathke [2] le premier décrivit le processus de la façon suivante :

« Du plafond du cloaque descendrait un pli moyen, auquel s'adjoindraient deux plis latéraux pour cloisonner le cloaque jusqu'au niveau de l'orifice cutané. A cet endroit, deux replis cutanés (*replis génitaux*) produiraient, en s'unissant sur la ligne médiane, le périnée. »

Kölliker [3] et Mihalcovics [4] pensent, d'autre part, que la croissance du

1. Je renvoie au mémoire de M. Tourneux, qui a donné un historique complet de la question. (Ce *Journal*, 1889, p. 230.)
2. *Abhandh. zur Bildung. u. Entwicklung*, Leipzig, 1832, p. 57 et 63.
3. *Embryologie*, trad. franç., p. 882 et 1040.
4. *Journal international mensuel d'anat. et d'histol.*, t. II, fasc. 7, p. 310 et suivantes.

pli moyen aboutirait à la division du cloaque. Comme ils lui attribuent un certain rôle dans la formation du périnée, ils lui donnent le nom d'*éperon* ou *repli périnéal*.

Cependant ces deux observateurs sont d'avis que les deux replis cutanés (*replis génitaux* ou *périnéaux*) en se réunissant à ce pli transverse contribueraient à la constitution du périnée.

Enfin, selon M. Tourneux (*loc. cit.*), le raphé périnéal prend exclusivement naissance aux dépens du repli périnéal. Ce repli forme d'abord le plafond du vestibule anal, puis il devient superficiel, lorsque les éléments de la membrane anale (plancher du même vestibule) se sont accolés à lui et en partie désagrégés. Plus tard, poursuivant son mouvement d'abaissement, il proémine au dehors et constitue le raphé médian du périnée.

Notre étude nous permet de réduire au nombre de deux les cinq replis de Rathke, les trois replis de Kölliker et de Mihalcovics : les deux lames cloacales, en se fusionnant le long de la cavité cloacale, forment d'abord la cloison uréthro-rectale; les plis qu'elles forment au niveau de l'orifice extérieur du cloaque s'infléchissent par un mécanisme semblable autour du sillon génital pour constituer le rudiment périnéal.

Celui-ci s'établit donc par un mécanisme qui n'est que la suite du processus qui a débuté plus haut.

Quant à la formation du raphé périnéal, nous verrons (p. 182 et suivantes) que ce dernier n'a rien à voir avec le bord inférieur de la cloison uréthro-rectale (*éperon périnéal* des auteurs).

Voilà pour le périnée. Quant à la façon dont se forment les lèvres de l'orifice terminal du rectum, c'est-à-dire la région anale, les avis ne sont pas moins partagés.

Rathke (*loc. cit.*, p. 64) le premier a bien décrit l'aspect que présente la région anale des embryons et les modifications de forme qu'elle subit avec l'âge : Au moment où apparaît la cloison périnéale, dit-il (*loc. cit.*, p. 64), il existe entre la base de la queue et la cloison périnéale une fente transversale. Au centre de cette dernière se trouve un orifice arrondi, l'*ouverture anale*. Dans la suite du développement, celle-ci s'entoure d'un bourrelet annulaire qui fait disparaître la fente transversale et au milieu duquel vient s'ouvrir l'orifice terminal du rectum.

Ce que Rathke décrit sous le nom d'ouverture anale n'est que l'orifice rectal; de plus, il a méconnu l'existence du repli postanal puisqu'il assigne la région caudale comme limite postérieure à la dépression anale.

Kölliker (*Embryol.*, trad. franç., p. 882) se borne à décrire la formation de l'orifice cloacal externe.

« Chez le lapin, l'orifice anal naît du onzième au douzième jour, au douzième d'après Egli, et je ne trouve pas que sa formation soit précédée d'une

dépression ou fossette très marquée comme celle qui précède la formation de la bouche. L'ectoderme s'enfonce seulement sous la forme d'un pli sagittal étroit, vers le cloaque, c'est-à-dire dans la cavité dans laquelle débouchent en commun l'allantoïde et le mésentère, et c'est là qu'a lieu par déchirure la perforation de l'anus, peut-être bien entre le pli ectodermique et un diverticule poussé par le cloaque plutôt qu'avec le corps même du cloaque.

« Du douzième au quatrième jour, la partie caudale de l'intestin disparaît en entier et, en même temps, le repli ou bourrelet (*éperon périnéal*) se dessine davantage; si bien qu'au quatorzième jour, il arrive jusque près de l'orifice du cloaque en partageant en deux, par une cloison transversale, cet orifice primitivement unique. »

Cette description trop générale et ne traitant que l'origine de l'orifice rectal n'aborde même pas le fond de la question, c'est-à-dire l'origine de l'anus et des transformations morphologiques qui ont lieu au niveau de la dépression anale. En effet, la structure de la région dite *anale* et les lésions pathologiques dont elle est le siège ont déterminé depuis longtemps les anatomistes et les chirurgiens à la considérer comme ayant une origine différente du rectum; des considérations d'ordre étranger au développement ont fait admettre en pathologie que le rectum est la dernière portion de l'intestin primitif, tandis que l'anus provient d'une imagination ectodermique (le *cloaque externe*). Qu'il me suffise de citer le passage suivant du professeur S. Duplay [1].

« Quant à la partie postérieure ou anale, qui représente le rectum futur, elle conserve, au contraire, sa direction rectiligne et reste encore terminée en cul-de-sac. A cette époque et à peu de distance de cette extrémité aveugle se montre la vésicule allantoïde, qui, plus tard, en se séparant du rectum, devient la vessie urinaire. C'est cette communication temporaire qui constitue ce qu'on a appelé le *cloaque interne*.

« Quant à la cavité de l'anus, elle se développe aux dépens du feuillet externe du blastoderme. A mesure que l'allantoïde et l'intestin progressent dans leur développement, on voit apparaître, au niveau de la région où doivent se développer les organes externes de la génération et l'anus, une éminence cutanée, ovalaire, incomplètement divisée en deux lèvres par une fente médiane longitudinale qui constitue le *cloaque externe*. L'époque d'apparition de cette dépression cutanée varie entre la quatrième et la sixième semaine de la vie fœtale. Le cloaque externe se divise, dans la suite, en deux parties, par une cloison tranversale qui représente le périnée et qui sépare l'anus des parties externes de la génération.

« L'anus ainsi constitué a la forme d'un doigt de gant dont la profondeur s'accuse de plus en plus, et qui, marchant de l'extérieur vers l'intérieur, se rapproche graduellement du cul-de-sac recto-allantoïdien. A un moment donné, ces deux parties se touchent et ne sont séparées l'une de l'autre que par une sorte de diaphragme membraneux. Quant à la manière exacte dont la communication s'établit entre ces deux cavités, elle est encore inconnue. »

1. Follin et Duplay, *Patholog. externe*, t. VI, 1883, p. 550.

Cette doctrine du cloaque interne et externe est la seule admise par les chirurgiens français et étrangers. C'est ainsi qu'ils expliquent les imperforations de l'anus par l'absence du bourgeon cloacal externe [1].

Les nombreuses figures annexées à mon travail infirment absolument l'existence *du diaphragme membraneux* ainsi que celle d'un bourgeonnement de l'ectoderme allant faire communiquer le cloaque d'origine entodermique avec l'extérieur : il me semble que le cloaque externe des anciens n'est que la dépression sous-caudale dans laquelle vient déboucher le cloaque.

Ce n'est que dans l'éminence cloacale et autour du conduit cloacal qu'ont lieu les phénomènes véritablement actifs, de sorte que le processus d'accroissement se produit toujours *de haut en bas et de dedans en dehors* et non en sens inverse, comme le voudrait la théorie du cloaque externe.

Nous arrivons ensuite à l'analyse de deux mémoires dans lesquels les auteurs ont cherché à résoudre, par des observations multipliées, la formation du périnée et celle de la région anale. P. Reichel [2], comme je l'ai noté p. 162, a signalé le premier, sur les embryons et les fœtus humains, en arrière du cloaque et de la fissure transversale de Rathke, la présence de deux saillies, qu'il appelle les tubercules *anaux*. Une profonde gouttière, dit-il, les sépare de la région coccygienne.

Plus tard, continue-t-il, les replis génitaux se fusionnent au-devant de la dépression anale, tandis qu'en arrière de celle-ci les tubercules anaux se développent, de telle sorte qu'ils contournent l'orifice anal et viennent se souder d'*arrière en avant* aux replis génitaux. Le périnée se formerait donc, selon Reichel, grâce à la réunion de l'extrémité postérieure des replis génitaux et de l'extrémité antérieure des replis anaux. En se fusionnant en haut avec la cloison uréthro-rectale, ils constituent d'un côté le périnée et délimitent de l'autre la région anale. Reichel a raison de soutenir l'existence des tubercules anaux; mais cet auteur n'ayant pas suivi pas à pas l'évolution de l'éminence cloacale, n'a pu voir l'origine même du repli postanal, qui précède de longtemps la formation des saillies ou tubercules anaux. De plus, ses examens de face et les coupes exclusivement sagittales qu'il a dessinées ne lui ont pas permis de constater que, dès l'origine, le repli postanal est relié sur les côtés aux replis ano-génitaux; en un mot, il n'a pas pu voir que le bourrelet anal à tubercules antérieurs, postérieurs et latéraux se développe d'une part aux dépens des replis ano-génitaux (*repli préanal*) et, d'autre part, aux dépens du repli postanal; il n'a pas vu non plus que, plus tard, la dépression anale à grand diamètre transversal se

1. Jeannel, *Malformations de l'anus* (*Revue de chirurgie*, 1887).
2. Paul Reichel, *Die Entwickelung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Missbildungen* (*Archiv f. Geburtshülfe und Gynaekologie*), Bd XIV, 1888, p. 82.

transforme en orifice anal, grâce au rapprochement des commissures latérales de la fente primitive.

Enfin, il nous reste à signaler le dernier mémoire susmentionné du professeur Tourneux [1] :

Selon cet auteur, le rectum, après l'épaississement et la descente de l'éperon périnéal, débouche dans une sorte de vestibule (*vestibule anal*) qui se prolonge en avant jusqu'au bouchon cloacal. Ce vestibule anal n'est séparé de l'extérieur que par une lame mésodermique qui disparaît peu à peu par atrophie, de sorte qu'il n'existe plus à ce niveau qu'une simple couche épithéliale (*membrane anale*). En se désagrégeant ou en s'accolant au revêtement entodermique de l'éperon périnéal, la membrane anale disparaît et c'est ainsi que l'ouverture terminale du tube digestif vient déboucher à l'extérieur.

Il m'est impossible de me ranger à l'opinion de mon ami Tourneux, qui considère que le rectum s'abouche dans la dépression sous-caudale à la suite d'un phénomène d'atrophie du repli postanal. En effet, j'ai suffisamment fait ressortir les faits de croissance des replis ano-génitaux et du repli postanal, et il me semble inutile d'insister à nouveau sur la part active qu'ils prennent à la formation de la dépression anale et des tubercules qui garniront plus tard le bord libre du bourrelet anal.

V. — Vices de conformation ano-rectale; abouchements anormaux du rectum.

« Le mode de développement de l'anus et du rectum, dit le professeur Duplay [2], donne la clé de presque toutes les malformations ano-rectales; presque toutes, en effet, répondent à quelques périodes de l'évolution par lesquelles passent ces deux organes avant d'atteindre leur achèvement complet. »

Il serait déplacé et impossible de donner ici la liste si longue des vices de conformation de ce genre. On consultera à cet effet l'ouvrage que nous venons de citer et les recueils périodiques. Je voudrais simplement montrer par quelques exemples que les faits de développement mieux connus donnent une idée plus exacte de la pathogénie de ces malformations.

A. Les cas d'imperforation ano-rectale les plus simples sont ceux où le rectum se termine à une certaine distance de l'anus par un cul-de-sac fermé. Souvent alors on trouve à la place de l'anus une dépression terminée également en cul-de-sac, et le doigt introduit

1. *Sur le développement du cloaque et du tubercule génital*, etc. (*Ce Journal*, 1888 et 1889.)

2. *Pathologie externe*, t. VI, p. 553, 1883.

dans cet orifice sent que le sphincter existe, puisqu'il peut se contracter. Parmi les nombreux cas de ce genre qu'on trouve dans les recueils, je cite ceux de Faucon [1], ceux de Horrocks [2] se rapportant à des enfants du sexe masculin et féminin.

Tant qu'on admettait l'ancienne doctrine du cloaque externe et interne, marchant à la rencontre l'un de l'autre, on expliquait les cas précédents par l'absence d'union de deux culs-de-sac en regard. Cependant, comme durant le développement normal l'invagination ectodermique fait défaut et que le cloaque s'ouvre toujours à l'extérieur par le conduit cloacal, il est impossible d'admettre cette explication. L'hypothèse des maladies fœtales n'est pas plus satisfaisante. En considérant les phénomènes du cloisonnement normal, il me semble que ces malformations peuvent être expliquées de la façon suivante : en vertu d'un arrêt de développement, dont l'existence est démontrée par les lésions concomitantes et qui porte sur la partie dorsale et inférieure de la cavité cloacale, le rapprochement des lames latérales du cloaque a produit la soudure de deux plis, comme d'habitude; mais le revêtement épithélial faisant défaut à ce niveau, la soudure n'a abouti qu'à la formation d'un cordon fibreux.

Plus bas, les replis ano-génitaux ont fermé le sillon cloacal, et leur jonction a déterminé la production du repli préanal au devant de la dépression anale. Celle-ci existe comme à l'état normal, avec la différence qu'elle est imperforée, puisque son fond est séparé du cul-de-sac rectal par un pont mésodermique.

Mais on peut m'objecter qu'il n'y a pas plus de raison d'admettre cette erreur de cloisonnement du conduit cloacal que n'importe quelle autre explication. A cela je répondrai : il y a des cas où le cul-de-sac rectal se termine beaucoup plus haut derrière la vessie [3], et, surtout, il existe des observations où l'atrophie du rectum est accompagnée d'un arrêt de développement de la région sacrée et du coccyx. Tel est le cas de M. Valat [4] où l'on a constaté par la dissection que du tubercule médian, qui se trouvait à la place de l'orifice anal, partait un raphé fibreux aboutissant à l'extrémité inférieure du rectum. En même temps, M. Valat a vu que le sacrum était

1. *La thérapeutique contemporaine*, année VI, n° 26, p. 380.
2. *Transactions of the obstetrical Society of London*, 1886, t. I, 27, p. 135.
3. Comparez O. Pritchard, *The Lancet*, 1889, vol. II, n° 8.
4. *Bulletin de la Société anatom.*, Paris, 1888, p. 497.

réduit à trois pièces, que sa face antérieure était rectiligne et qu'à sa partie inférieure existait un tubercule osseux, vestige probable du coccyx.

Ce qui démontre que l'arrêt du développement peut s'étendre plus bas, c'est l'une des observations citée par Horrocks où l'atrésie du rectum était accompagnée d'hypospadias.

B. *Absence d'anus avec abouchement anormal du rectum.*

F.-D. Boyd [1] a fait le relevé des cas de malformations congénitales du rectum, et il a trouvé environ 120 cas publiés dans les recueils : il y en a 28 dans lesquels il y a communication entre l'intestin et la vessie ou l'urèthre. Dans la plupart des cas, le rectum communiquait avec la portion membraneuse de l'urèthre. Il n'y avait que 3 cas où existait une communication entre l'intestin grêle et la vessie; 1 cas de Desault où le rectum s'ouvrait dans la vessie; 1 cas d'Amussat où le rectum s'ouvrait dans la vessie entre les deux uretères. — Il cite le cas de Godard où le côlon se terminait en cul-de-sac à l'entrée du bassin, tandis qu'un canal étroit le prolongeait jusqu'à la base de la vessie.

L'existence d'un cordon fibreux qui relie le cul-de-sac rectal à la vessie ou au canal de l'urèthre indique que ces cas comportent la même pathogénie que plus haut; le cloisonnement se faisant sur une région privée d'entoderme, il ne pouvait pas aboutir à la formation d'un tube faisant suite à l'intestin.

Les abouchements anormaux du rectum dans la vessie ou dans le canal de l'urèthre s'expliquent aisément par défaut de cloisonnement du cloaque, qu'on admette la théorie de l'abaissement de l'éperon périnéal ou qu'on se range plutôt à l'opinion que nous défendons et d'après laquelle il y aurait absence de formation et de jonction des plis latéraux. L'imperforation de l'anus est la conséquence naturelle du défaut de cloisonnement.

Cependant l'évolution du périnée et du bourrelet anal peut continuer de se faire : en effet, les replis ano-génitaux se recourbant en arrière et en bas et s'unissant sur la ligne médiane amènent la production du rudiment périnéal et celle du repli préanal. La portion postérieure de l'éminence cloacale, sus-jacente au fond de la dépression sous-caudale (repli postanal), peut se développer

1. *Edinburgh medical Journal.* t. V, 1886, p. 228.

également : de là l'existence de la dépression anale et du sphincter externe si souvent constatée dans les cas d'imperforation anale.

C. *Imperforation de l'anus*, quand le rectum ne s'abouche pas avec le canal uro-génital, mais qu'il va s'ouvrir soit sur le périnée, soit sous le scrotum, soit sur une portion plus antérieure du pénis.

Cruveilhier [1], Giese [2], Ramonet [3] et Ziegenspek [4] ont décrit sur des enfants du sexe masculin des observations se rapportant à cette catégorie. Dans le cas de Ramonet, le gland était imperforé (*hypospadias pénien*). Ces observateurs notent avec soin que l'anus était à sa place habituelle, recouvert par une membrane operculaire (Ramonet), ou parcouru par une crête médiane faisant suite au raphé scrotal. La partie terminale du rectum se continuait, en formant un coude au niveau de la dépression anale, avec un canal qui allait s'ouvrir, plus ou moins en avant, selon les cas, à la face inférieure du pénis.

L'existence de la dépression anale et la présence du raphé périnéal sont les signes du rapprochement et de la réflexion des replis ano-génitaux.

La séparation complète du canal de l'urèthre d'avec le tube digestif indique que le cloisonnement s'est fait comme d'habitude. Il convient donc de rechercher la cause de l'anomalie dans une direction vicieuse et un trajet anormal du conduit cloacal.

En admettant que, dès l'origine, l'orifice du conduit cloacal soit reporté par trop en avant (du côté ventral), voici la pathogénie de cet abouchement anormal du rectum. Le cloisonnement se faisant normalement, le septum uréthro-rectal n'est pas arrivé à l'orifice cloacal au moment où le bord postérieur de l'un des replis ano-génitaux était déjà recourbé en bas et en dedans pour aller à la rencontre de son congénère. Ces replis arrivent au contact et se soudent pendant que le segment inférieur du conduit cloacal continue à se cloisonner et à allonger le rectum devant le pont cutané, qui résulte de la jonction des replis ano-génitaux. La dépression anale sera délimitée par le repli préanal et postanal, comme dans les conditions normales, mais elle sera imperforée. Dans la suite, fait important au point de vue pratique, le sphincter externe se

1. *Anat. pathol.*, liv. I.
2. *Neue Zeitschrift f. Geburtshülfe*, Bd. I, p. 131.
3. *Archives générales de médecine*, 1883, p. 257.
4. *Archiv f. Gynaekologie*, t. XXXIV, p. 494, 1889.

développera dans le bourrelet anal, puisqu'il y a pris naissance absolument de la même façon que si le rectum venait s'y ouvrir. C'est là également ce qui rend compte de ce fait qu'à l'endroit (que ce soit le périnée, le scrotum ou le pénis) où débouchera à l'extérieur le segment surajouté (périnéal, sous-uréthral) du rectum, le revêtement cutané ne produira pas d'anneau musculaire autour de l'ouverture.

Tous ces phénomènes sont aisés à concevoir, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer l'absence de rencontre du cloaque interne et externe, ou le manque de bourgeonnement du cloaque externe que jamais embryologiste n'a pu voir ni figurer.

J'ai longuement insisté sur l'origine différente de la dépression anale et de celle du rectum; c'est ici le moment de montrer, par quelques exemples, que les anomalies confirment et viennent corroborer les résultats auxquels je suis arrivé quant à l'évolution normale de la région ano-génitale.

Je me contente de citer les observations suivantes : Goyrand [1] (d'Aix) a constaté l'existence d'un sphincter externe dans des cas où le rectum était arrêté dans son développement et débouchait dans un point non éloigné de la région anale.

Rizzoli [2] a vu par la dissection l'état complet de l'appareil musculaire ano-périnéal, sur une petite fille atteinte d'imperforation de l'anus.

Koch [3] relate l'observation d'un enfant à terme atteint d'imperforation du rectum avec abouchement anormal de ce dernier sous le scrotum. A l'autopsie, il trouva le sphincter à sa place normale et ayant le développement habituel.

VI. — Formation du pénis.

Nous nous sommes arrêtés (p. 160), pour ce qui concerne le développement des organes génitaux externes, au point où la partie postérieure et inférieure de l'un des deux replis génitaux (fig. 43) s'est accolée à sa congénère sur la ligne médiane. La fente génitale (*sg*) qui les sépare s'étend depuis le rudiment périnéal (*p*) jusqu'au

1. *Gazette médicale de Paris.* 1856.
2. *Clinique chirurgicale*, Appendice, 1877.
3. *Monatschr. f. Geburtshülfe*, Bd. XXXI, p. 18.

sommet du tubercule génital. Cette fente est, en haut, en continuité directe avec la portion déjà formée du canal de l'urèthre; elle fait partie du *sinus uro-génital* [1].

La transformation de cette fente en canal uréthral a été observée et décrite par Tiedemann, Rathke (*loc. cit*) et par tous ceux qui se sont occupés de la question. Les lèvres internes des replis génitaux se soudent d'arrière en avant et c'est ainsi que se constituent le canal uréthral et sa paroi inférieure.

Il semble que l'accord des auteurs sur ce sujet tient à la connaissance parfaite du phénomène intime; cependant je n'ai trouvé nulle part une série complète de figures indiquant le processus de cette soudure, ce qui montre qu'on accepte le fait sans trop en saisir le mécanisme. En effet, le passage suivant de Gegenbaur (*loc. cit.*, p. 714) me paraît confirmer cette assertion : « Quand nous parlons de *soudures*, nous n'entendons nullement dire par là qu'il s'agisse du fusionnement des parties primitivement séparées. Cette expression n'est appelée qu'à faire comprendre plus facilement le processus. En réalité, ce qui se produit, c'est un phénomène d'accroissement inégal des diverses parties. »

L'expression de « soudure » ferait donc simplement image et ne répondrait pas à un fait réel. Eh bien! non. Je prétends que la fermeture de la fente génitale résulte d'une soudure, d'un fusionnement en une partie impaire de deux moitiés, séparées par une large gouttière, sur toute leur longueur. C'est un processus identique de tous points à celui qui préside à l'occlusion de la gouttière médullaire.

Pour s'en convaincre, qu'on veuille jeter un coup d'œil sur les coupes sériées qui comprennent la partie postérieure de la fente génitale et l'extrémité antérieure du périnée *pendant tout le temps que dure la fermeture du canal de l'urèthre* (fig. 49 à 60, Pl. VII).

Cette étude est le complément nécessaire de nos chapitres précédents; elle nous apprendra que la transformation du tubercule génital en pénis et l'achèvement de la région périnéale se font d'après un processus analogue à celui qui a présidé au cloisonne-

1. L'expression de *sinus* ou *canal uro-génital* s'applique couramment au canal antérieur qui résulte du cloisonnement du cloaque. Il est bon de prévenir dès maintenant le lecteur qu'il reçoit, chez tous les embryons, les canaux de Wolff et les uretères; mais c'est seulement quelque temps après que la cloison uréthro-rectale et le périnée se sont constitués, que les conduits de Müller viennent s'y ouvrir à des niveaux différents selon le sexe (voyez plus loin p. 205).

ment du cloaque et à l'établissement de l'ébauche périnéale.

Pour qu'il ne reste nul doute sur l'identité du mode suivant lequel le sillon génital se ferme sur les divers Mammifères sur toute l'étendue du canal uréthral, j'ai représenté deux séries de coupes : l'une (fig. 49 à 54) a trait à la soudure lorsqu'elle se fait dans la partie postérieure du périnée sur un lapin au seizième jour de la vie intra-utérine ; l'autre (fig. 56 à 60) concerne la partie antérieure du périnée d'un embryon de porc de 3 centimètres de long.

Les figures 48, 49 et 50 représentent des sections frontales du tubercule génital, dans son extrémité distale dans le sens indiqué par les chiffres (fig. 48) : on voit que le sillon génital est en partie comblé par l'épithélium de la lame uro-génitale (*lu*), qu'il est creux en certains points de la partie centrale et largement ouvert sur d'autres points. Les replis génitaux (*rg*) s'incurvent de plus en plus autour de lui au fur et à mesure qu'on s'approche davantage de la base du tubercule (fig. 49 à 52). La figure 53 montre qu'au point (*pd*) il n'existe plus qu'un pédicule épithélial ayant relié la fente uro-génitale à l'ectoderme. L'étranglement s'est effectué ici comme dans le cloaque, par le rapprochement des replis génitaux sur les faces latérales et vers la face inférieure du tubercule. Quoique j'aie rappelé à diverses reprises déjà l'exemple de la gouttière médullaire, je ne puis m'empêcher de dire encore que la figure 53 semble la répétition du mode de fermeture de l'axe cérébro-spinal : c'est une imitation fidèle de la jonction des replis médullaires. En examinant ensuite la coupe (fig. 54) qui suit immédiatement la précédente, on constate que le pédicule épithélial a été divisé par les deux crêtes mésodermiques en regard, que leur union est complète à ce niveau : la fente uréthrale s'est fermée de cette façon, et un pont mésodermique s'est interposé entre elle et l'ectoderme originel de la face inférieure du tubercule.

L'observation attentive des phénomènes qui ont lieu dans les replis génitaux permet de saisir la cause prochaine de leur rapprochement et de leur soudure. En effet, en traitant les pièces fraîches par le liquide de Kleinenberg, en les durcissant par l'alcool ordinaire, puis absolu, et ensuite en les colorant par le carmin aluné, on constate que les éléments mésodermiques des replis génitaux sont le siège d'une multiplication active. Les nombreuses figures karyokinétiques qu'on aperçoit sur les coupes ne laissent aucun doute à cet égard. Que cette division cellulaire fasse défaut, les

replis génitaux ne pourront ni se rapprocher, ni s'accoler et il en résultera une absence de soudure, d'où la production de l'*hypospasdias*, qui sera *périnéal*, *scrotal* ou *pénien*, selon l'époque où a lieu l'arrêt de développement.

Une autre preuve de la réflexion et du rapprochement de la portion inférieure des replis génitaux nous est fournie par l'étude de certains faits particuliers de l'évolution.

En regardant les figures 57 à 60 (embryon de porc de 3 centimètres de long), on assiste à une modification de forme de la fente génitale, analogue à ce que nous avons constaté au niveau du cloaque : la partie supérieure s'arrondit, puis la lumière prend l'aspect losangique au moment de la fermeture du canal. Je n'insiste pas et je passe à un amas d'éléments serrés, se colorant plus énergiquement que le tissu environnant : sur la figure 57, cette formation est située de chaque côté et au niveau du fond de la fente génitale, en *mr*. C'est la coupe transversale de l'ébauche embryonnaire des ligaments ou mieux des *muscles rétracteurs* du pénis, tels qu'ils existent sur le porc.

Plus en arrière (fig. 58), on voit que le tissu qui enveloppe la fente s'est accru notablement en épaisseur, de telle façon que la face correspondante de la fente uréthrale s'est rapprochée de celle de sa congénère.

Les muscles rétracteurs (*mr*) ont suivi le mouvement de réflexion; ils sont arrivés à mi-hauteur de la fente génitale.

Sur la figure 59, ce mouvement d'abaissement des muscles rétracteurs coïncide avec l'accolement des replis génitaux. Enfin sur la figure 60, ils ne sont pas seulement abaissés, mais rapprochés l'un de l'autre vers la ligne médiane. Ce phénomène accompagne la soudure des replis génitaux et la fermeture de la fente génitale.

Les coupes qui passent plus en arrière, sur le périnée proprement dit, montrent que les muscles rétracteurs arrivent de plus en plus près l'un de l'autre.

En examinant des embryons et des fœtus de plus en plus âgés, on constate que ce rapprochement des muscles rétracteurs suit une marche analogue d'arrière en avant, au fur et à mesure que les replis génitaux se soudent et transforment le tubercule génital en verge. Ils formeront, en fin de compte, chez l'adulte, deux cordons de muscles lisses s'étendant de la région anale à la partie antérieure de la gaine fibreuse du pénis sur la face inférieure de laquelle ils s'insè-

rent. « Leurs corps, cylindroïdes et semblables à deux gros lombrics, marchent accolés suivant la ligne médiane d'avant en arrière » (Paulet)[1].

L'évolution de ces muscles rétracteurs donne la meilleure expression du processus qui s'effectue dans le tubercule génital au point de vue de la fermeture du sillon génital et de la formation du périnée : éloignés l'un de l'autre et s'étendant d'abord en bas, les replis génitaux s'infléchissent l'un vers l'autre non seulement jusqu'à l'occlusion du sillon génital, dont l'épithélium ne fait que de suivre l'extension nécessaire à ce développement, mais la gouttière une fois tranformée en canal, ils continuent néanmoins à effectuer le même mouvement; ils s'enroulent de plus en plus de dehors en dedans et contribuent à l'épaississement de la paroi inférieure du canal uréthral jusqu'à l'accolement complet des deux cordons que figurent les muscles rétracteurs sur la ligne médiane.

Selon Rathke (*loc. cit.*, p. 66), la fermeture du sillon génital se ferait sur les ruminants, à la partie antérieure du tubercule génital; sur le porc, elle aurait lieu à l'extrémité antérieure et postérieure avant celle de la partie moyenne. J'ai toujours vu, sur les embryons de lapin, de porc, de mouton et de bœuf, la soudure procéder de la base vers le sommet du tubercule génital. Je crois que Rathke a été induit en erreur par son procédé d'examen; en effet, en regardant de face le plancher du tubercule génital (fig. 43), on croit que la fente génitale n'existe que devant le rudiment périnéal. C'est à ce niveau, comme le prouvent les coupes, qu'elle est la plus profonde : vers le bout distal, les replis génitaux sont encore si peu hauts et l'épithélium de l'un des replis génitaux est accolé si intimement à celui de son congénère, qu'on croirait avoir affaire, sur la vue en surface, à une soudure. Ce n'est qu'une fente virtuelle et la transformation en canal limité inférieurement par du tissu mésodermique se fera en dernier lieu au niveau du gland.

VII. — Raphé périnéal.

La crête d'apparence cicatricielle qui parcourt le périnée sur la ligne médiane est regardée généralement comme la trace de la réunion des deux moitiés périnéales. La ligne, dit Gegenbaur (*loc.*

1. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1877, p. 146.

cit., p. 714), suivant laquelle s'est faite cette soudure persiste sous forme d'une légère saillie, le *raphé du scrotum* (*raphe scroti*) qui se continue en arrière avec le *raphé du périnée* et en avant, avec le raphé du pénis (*raphe penis*), vestige de la soudure des deux replis génitaux. Pour M. Tourneux au contraire, comme j'ai eu l'occasion de le dire, page 171, le raphé se développe comme une lame sagittale et médiane aux dépens du bord inférieur de la cloison uréthro-rectale (*éperon périnéal*), qui, dans son mouvement d'abaissement, viendrait faire saillie au dehors.

Il semble de prime abord qu'il existe un abîme entre ces deux opinions; cependant il n'en est rien, puisque les uns et les autres soutiennent que la cloison uréthro-rectale (*éperon périnéal des auteurs*) s'abaisse pour venir faire saillie à la face inférieure du périnée. Témoin ce passage de Gegenbaur [1] :

« A la suite du développement de l'espace compris entre le sillon génital et l'anus, ce dernier se trouve reporté plus en arrière. L'espace compris entre ces deux orifices constitue maintenant le périnée. Une légère saillie s'étend sur la ligne médiane, dans toute l'étendue du périnée, entre l'anus et la limite postérieure des replis génitaux. Cette saillie est le raphé du périnée. Il indique le chemin qui a été parcouru par l'anus pour sortir du cloaque. »

Nous savons que l'anus ne sort pas du cloaque, puisqu'il se forme seulement après la division complète du cloaque et du conduit cloacal. Bien plus, le raphé du périnée se constitue à une époque postérieure à la soudure des replis ano-génitaux, ce qui l'empêche de venir du cloaque.

En admettant même l'opinion de ceux qui considèrent que le raphé périnéal provient de l'abaissement de la cloison moyenne du cloaque, on se demande par quel mécanisme cette dernière, qui n'est en somme que la cloison uréthro-rectale, à *direction transversale*, subirait un mouvement de rotation à angle droit pour constituer la crête médiane du périnée à direction *sagittale*.

Si nous examinons les coupes transversales qui passent *au niveau même* où les deux replis génitaux viennent de se souder (fig. 54 et 60), nous trouvons, au lieu d'une saillie médiane, une surface plane ou même déprimée. Pour savoir ce qui en est de l'origine du raphé, il faut pratiquer des coupes sur les embryons *à quelque dis-*

1. *Traité d'anatomie humaine*, trad. franç., 1889, p. 712.

tance en arrière du point où vient de se produire la suture. Alors on constate que déjà sur un embryon de mouton long de 2 cm. 8 (figure 1 du texte), la ligne médiane de la partie postérieure du périnée est parcourue par une crête sagittale, haute de 0 mm. 180; la base de celle-ci est large de 0 mm. 2 et le sommet de 0 mm. 16. Elle est constituée par un corps ou axe conjonctif, à éléments conjonctifs, très serrés, et dont la surface est recouverte d'un revêtement de cellules épithéliales stratifiées, ayant une épaisseur de 0 mm. 04.

Sur des embryons plus âgés, par exemple, le porc de 6 centi-



Fig. 1. — Coupe transversale de la région périnéale d'un embryon de mouton, long de 2 cm. 8. — *ca*, corps caverneux; *ur*, canal de l'urèthre; *mr*, muscles rétracteurs; *rp*. raphé périnéal.

mètres de long, le mouton de 7 centimètres et celui de 15 centimètres (fig. 61 et 62), tout le périnée présente sur la ligne médiane, de l'anus au bout terminal du pénis, une crête saillante. Sur les coupes, la configuration et la structure du raphé sont les mêmes que ce que nous venons de décrire sur l'embryon de mouton. Il en est de même sur le chien long de 6 centimètres, sur le cheval long de 7 centimètres, etc.

Cependant, en étudiant les coupes il n'y a pas trace de la soudure ni dans le derme ni dans le tissu sous-cutané, sauf au niveau du scrotum, où l'on voit très bien une ligne s'étendant depuis les muscles rétracteurs, accolés à cette époque, jusqu'à l'épiderme : cette ligne (fig. II du texte) est constituée par des éléments embryonnaires plus serrés, se colorant plus énergiquement que le tissu avoisinant. A la surface du périnée, la crête est beaucoup moins prononcée que sur les embryons plus jeunes. Il existe cependant jusqu'au bout du fourreau de la verge une légère saillie conique.

L'aspect et la constitution du raphé scrotal sont les mêmes sur les embryons humains longs de 15 centimètres du vertex au coccyx.

Ces faits prouvent que le raphé périnéal ne doit pas son existence à la suture même des replis génitaux, comme on l'admet classiquement, puisqu'il apparaît, non à l'époque de leur réunion, mais quelque temps après. Hâtons-nous cependant de dire qu'il se produit sous l'influence de la même cause, qui détermine la

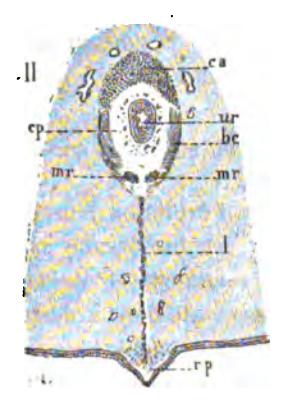


Fig. 2. — Coupe transversale de la région périnéo-scrotale d'un fœtus de cheval, long de 7 cm. *ca*, — corps caverneux; *cp*, corps spongieux; *ur*, urèthre; *bc*, bulbo-caverneux; *mr*, muscles rétracteurs; *l*, cloison scrotale; *rp*, raphé périnéal.

soudure des replis génitaux. Pour s'en convaincre, il suffit de prendre, comme point de repère, sur le mouton, le porc, le chien, le cheval, les ligaments ou muscles rétracteurs. Nous savons qu'au moment où les replis génitaux arrivent au contact et se soudent (fig. 59 et 60), les muscles rétracteurs sont distants l'un de l'autre et séparés par une épaisse couche de tissu mésodermique.

Sur le chien long de 6 centimètres, sur le porc, le mouton de la même taille, sur le cheval de 7 centimètres de long, les muscles rétracteurs forment deux cordons presque juxtaposés le long de la ligne médiane et on constate sur les embryons de cet âge l'existence de la crête périnéale s'étendant depuis l'anus jusqu'à l'extrémité distale des organes génitaux externes (fig. 1 et 2 du texte).

En rapprochant ces faits les uns des autres, on peut en conclure qu'après leur soudure, les replis génitaux continuent leur mouvement de réflexion et de rapprochement vers la ligne médiane : les parties médianes sous-jacentes et antérieurement soudées sont

refoulées en bas et déterminent une saillie de plus en plus marquée au-dessous de la surface périnéale : c'est là l'origine du raphé périnéal. Si celui-ci provenait de l'abaissement du bord inférieur de la cloison uréthro-rectale, ce dernier en descendant disjoindrait et éloignerait les deux muscles rétracteurs. Ceci n'a pas lieu, puisque le contraire s'observe constamment.

Je conclurai donc : 1° sauf pour le *septum scrotal*, il ne reste pas de trace visible de la soudure des replis génitaux; 2° la crête saillante ou *raphé périnéal* résulte du rapprochement vers la ligne médiane et du refoulement de la portion médiane des replis génitaux par leurs parties latérales [1].

VIII. — Apparition du squelette pénien embryonnaire [2].

Nous venons d'étudier l'évolution morphologique du tubercule génital; mais le pénis est un organe complexe, formé, chez l'adulte, de deux corps caverneux et de la portion spongieuse du canal de l'urèthre. Il nous reste donc à déterminer l'origine de ces formations et du tissu qui les constitue.

La structure de l'éminence cloacale et du tubercule génital est, pendant les premiers développements, très simple. A la périphérie existe le revêtement épithélial; le long du conduit cloacal et du sillon génital se trouvent une ou plusieurs couches cellulaires dont nous avons déjà donné les caractères et noté l'épaississement. Le corps même du tubercule génital est uniquement constitué par des cellules mésodermiques, embryonnaires, arrondies la plupart

1. On voit, par ce qui précède, de quelle importance sont, au point de vue de l'interprétation rationnelle des phénomènes évolutifs, la présence et le changement de place des muscles rétracteurs. Ils constituent un point de repère et une preuve sans réplique, lorsqu'il s'agit de décider le sens du mouvement que subissent les lames cloacales. J'ajoute que M. Tourneux les figure également dans le mémoire cité; mais il n'en est pas fait mention dans le texte. L'explication des figures est également muette au sujet de la nature de ces cordons cellulaires qu'il a dessinés dans le tubercule génital du mouton.

2. Cette dénomination, quelque singulière qu'elle paraisse d'abord, eu égard au tissu éminemment vasculaire qui viendra bientôt se développer dans le pénis, sera amplement justifiée par le développement et l'anatomie comparée. La formation en apparence unique et impaire, correspondant au corps caverneux et au corps spongieux, est, dès l'origine, non seulement un centre de prolifération, mais un cordon de soutien privé de vaisseaux sanguins; mais plus tard, comme cela sera montré plus loin, ce squelette membraneux se transformera en organes susceptibles de donner assez de consistance à la verge pour l'introduction de cette dernière dans les organes sexuels féminins. Chez un grand nombre de mammifères, on en voit même une partie devenir fibro-cartilagineuse, cartilagineuse et osseuse.

ou légèrement ovalaires. Ce tissu est vasculaire de fort bonne heure.

Cependant sur le lapin de quinze jours et l'embryon de mouton long de 1 cm. 5 (fig. 29 à 38), on observe, au-dessus et autour du sillon génital et plus tard du canal uréthral, un amas central de cellules plus serrées, donnant un aspect plus sombre à cette partie et se colorant plus énergiquement sous l'influence des matières tinctoriales.

Si de là nous passons au lapin du seizième jour, on voit s'établir une différenciation de plus en plus nette dans le tubercule génital. De la base de cet organe vers sa pointe, on voit apparaître : 1° une masse centrale non vasculaire et 2° une portion périphérique sillonnée de nombreux vaisseaux. Cependant, pour des raisons didactiques, et pour ne pas faire des répétitions fastidieuses, nous suivrons l'ordre inverse dans cet exposé. Comme le bout distal du pénis se trouve pendant longtemps au même stade que ne l'est, au début, la base de cet organe, nous commencerons par l'examen des coupes antérieures. Cette façon de procéder aura l'avantage de faire connaître, sur un seul embryon, les diverses phases par lesquelles passent les tissus péniens dès l'origine jusqu'à une époque donnée.

Ceci posé, étudions les coupes 49 et 54 du pénis de lapin dont nous connaissons déjà l'évolution morphologique.

La figure 49 représente une section tout près de l'extrémité distale du tubercule. La fente génitale (*lu*) atteint presque la mi-hauteur de l'organe; elle est très étroite au niveau de sa continuation avec l'ectoderme et plus large profondément. Les replis génitaux ont la forme d'un croissant et sont constitués par du tissu mésodermique vasculaire sur toute la périphérie de l'organe. Cependant on remarque au centre même de la coupe, c'est-à-dire occupant l'axe du tubercule génital, un tissu plus dense (*ca*) et paraissant plus sombre. Ses contours sont arrondis en haut et sur les côtés; mais, en bas, il se continue par deux prolongements le long de la lame uro-génitale (*cp*). Cette formation est constituée par les mêmes éléments embryonnaires que le reste mésodermique du tubercule génital, c'est-à-dire ils ont même forme et mêmes réactions; ce qui les distingue c'est qu'ils sont plus serrés dans la partie centrale; d'où l'aspect plus sombre de cette région, qui est totalement privée de vaisseaux sanguins, déjà abondants dans le tissu environnant.

Tel est le tissu squelettique membraneux et embryonnaire au

sommet du tubercule génital sur une longueur de 6 à 8 coupes; c'est sous cette forme qu'il apparaît à la base même de cet organe sur les embryons arrivés au treizième et quatorzième jour de la vie intra-utérine.

La figure 50, qui est empruntée à une coupe séparée de celle qui est représentée en 49, par six coupes intermédiaires, montre une augmentation notable de l'épaisseur du tubercule à ce niveau. La fente uréthrale est moins élevée par rapport au diamètre vertical de l'organe. De plus, la partie dorsale du squelette embryonnaire du tubercule (*ca*) forme un cordon plus épais et plus large; ses prolongements (*cp*) situés le long de la fente uréthrale sont plus notables et plus nets. Mais la modification la plus remarquable est la suivante: quoique formés des mêmes éléments serrés que précédemment, ces deux prolongements présentent, vers leur sommet, c'est-à-dire du côté des bords de la gouttière génitale, des espaces remplis de globules rouges nucléés. Le procédé le plus démonstratif pour mettre ces faits en pleine évidence, consiste, après avoir coloré la préparation au carmin aluné, d'y ajouter, au moment de monter la préparation, quelques gouttes d'éosine à l'alcool : les globules sanguins fixent, comme on sait, énergiquement cette matière colorante dans tout leur corps cellulaire, sur lequel le noyau et les cellules mésodermiques ordinaires tranchent par leur teinte rouge.

La figure 51 représente une section passant un peu plus près de la base du tubercule génital : comme celui-ci, la portion centrale du squelette embryonnaire s'est élargie davantage transversalement, et se relie également aux lames mésodermiques enveloppant la gouttière uréthrale par deux prolongements plus larges. Les vaisseaux sont de plus en plus abondants à la portion toute inférieure des ailerons squelettiques, bien qu'ils n'atteignent pas encore le fond même de la fente uréthrale.

Sur sa face supérieure (dorsale), la masse commence à se différencier en deux parties symétriques par la présence d'une lame intermédiaire formée d'un tissu plus lâche comme toute la zone périphérique.

Comme le montre la figure 50, il existe à ce niveau un tissu formé d'éléments un peu plus serrés et rappelant celui du squelette embryonnaire; dans la suite (ou en approchant de la base du pénis sur notre embryon), la portion de tissu intermédiaire aux deux moitiés latérales s'en distingue en ce que ses éléments, au lieu de

se diviser et de rester embryonnaires comme font ceux des parties latérales, évoluent de façon à devenir tissu conjonctif fasciculé et vasculaire. Toutes les figures de la série 50 à 54 continuent à présenter une indication de cette lame médiane.

La figure 52 fait voir que les parties latérales se renflent de plus en plus; mais, à ce niveau, on constate que les vaisseaux capillaires commencent à envahir toute la zone qui entoure le sillon génital.

Remarquons également que sur les figures 51 et 52 les vaisseaux et les nerfs dorsaux de la verge affectent déjà, sur la face dorsale du squelette, les rapports qu'ils auront plus tard sur l'adulte (*vd*, *n*).

Plus en arrière (fig. 53), une autre modification vient à se produire dans le squelette embryonnaire ; en effet, on aperçoit entre la partie centrale (*ca*) et la partie uréthrale (*cp*) une zone plus claire et en continuité avec la couche périphérique : c'est le début de la séparation du corps caverneux et du corps spongieux par une lamelle de tissu conjonctif fasciculé.

En se rapprochant et en se réunissant l'une à l'autre (fig. 54), la lame médiane et la zone précédente vont définitivement donner naissance : 1° à deux corps caverneux (*ca*), pairs; 2° à un anneau entourant le canal uréthral, c'est le *corps spongieux* (*cp*). Ce dernier est maintenant pénétré par les vaisseaux sanguins alors qu'ils font encore défaut dans les corps caverneux.

Le squelette membraneux du pénis apparaît par conséquent dans le tubercule génital d'une façon identique à ce qu'on observe lors de la formation des vertèbres et des pièces squelettiques des membres : il se fait sur certains points une prolifération cellulaire plus active, d'où genèse de certains groupes de cellules jeunes devenant plus denses et ayant un aspect plus sombre. Plus tard, la différenciation a lieu dans ces masses en ce que certaines portions continuent à se diviser, tandis que les parties voisines évoluent de manière à former du tissu conjonctif fasciculé.

Tous les phénomènes auxquels nous venons d'assister sont plus nets sur le porc de 3 centimètres de long (fig. 55 à 68). Les coupes qui comprennent le bout du tubercule génital (fig. 55 et 56) semblent la reproduction des figures 49 et 50; puis vient la figure 57 montrant, comme les figures 51 et 52, un commencement de différenciation des deux corps caverneux; cependant ces derniers se continuent encore chez le porc par leur face inférieure, avec le corps spongieux largement ouvert en bas.

Plus en arrière (fig. 58), la séparation des deux cordons caverneux (*ca*) et du corps spongieux est complète; enfin sur les figures 59 et 60, le corps spongieux s'enroule de plus en plus et constitue un anneau complet au canal uréthral.

HISTORIQUE. — Ch. Legros [1] le premier, que je sache, a essayé de connaître la nature du tissu érectile en étudiant son développement. Il a examiné à cet effet les organes génitaux *embryonnaires* chez l'homme, le chien et le lapin, et il a trouvé que les tissus érectiles étaient constitués par un réseau de capillaires anastomosés. Legros ne dit nulle part l'âge des embryons et des fœtus qu'il a étudiés.

Ce sont ces résultats que l'on invoque depuis vingt ans pour soutenir que l'origine embryonnaire du corps caverneux et du corps spongieux est un réseau capillaire. Aussi tous les auteurs sont-il unanimes à répéter que la question histogénétique du *tissu érectile* des organes génitaux se réduit essentiellement à étudier la formation des capillaires. Cadiat [2] aurait même trouvé, dans les corps caverneux et le tissu spongieux d'un embryon humain long de 35 millimètres, des vaisseaux dilatés et il les a figurés (pl. IV, fig. 28).

A. Nicolas [3] le premier a élevé des doutes sur l'existence de ce tissu érectile embryonnaire : sur un embryon humain long de 10 centimètres, âgé de trois mois et demi environ, il a distingué une formation privée de vaisseaux; mais comme Kölliker avance que dès le début les corps caverneux sont pairs, Nicolas émet des doutes au sujet de la nature de cette masse et il n'ose pas affirmer qu'il s'agisse ici du corps caverneux.

L'observation de Nicolas est fondée : le corps caverneux apparaît comme une masse impaire, quoique résultant, comme nous le verrons, de la jonction de deux moitiés symétriques, et il est constitué par des cellules embryonnaires qui n'ont rien de spécial, qui sont seulement très serrées.

Pour vérifier ce fait, il convient de procéder comme dans tout problème embryologique, c'est-à-dire de suivre, dès l'origine et pas à pas, l'évolution des organes. Sur l'embryon de lapin de quinze jours, privé complètement des pièces squelettiques du bassin (branches ischio-pubiennes), on voit (fig. 29 à 32) déjà apparaître, dans les replis ano-génitaux et autour du sillon cloacal, l'ébauche du squelette pénien embryonnaire.

Le mouton long de 1 cm. 5 à 1 cm. 8 (fig. 35 à 38 et fig. 39 à 42) possède également et d'une façon plus marquée que le lapin de quinze jours, une masse d'éléments serrés, non vasculaires, affectant la forme de fer à cheval sur toute la longueur du sillon cloacal

1. *Mémoire sur l'anat. et la physiol. du tissu érectile.* (Ce *Journal*, 1868, p. 23.)
2. *Du développement du canal de l'urèthre.* (Ce *Journal*, 1884.)
3. *Organes érectiles.* (Thèse d'agrégation, Paris, 1886.)

et formant un anneau complet (fig. 38), à l'endroit où le conduit cloacal a été divisé en canal uréthral et en rectum. Nulle trace, à cette époque, de branches ischio-pubiennes, ni de corps caverneux. Le squelette embryonnaire de l'éminence ano-génitale a la même conformation que nous avons appris à connaître sur le bout distal du tubercule génital des embryons plus âgés (fig. 49, 50, 55 et 56). C'est un organe *impair formé de deux moitiés parfaitement symétriques*, qui s'est développé dans l'axe même du tubercule génital et qui envoie dans la portion inférieure de chaque repli génital un prolongement embrassant le sillon cloacal. Plus tard, et de la base vers le sommet, il se produira, aux dépens de la portion supérieure (dorsale) de cet organe, une différenciation aboutissant à la formation de deux corps caverneux, et, aux dépens de la portion inférieure, un corps spongieux impair et symétrique. La présence d'une artère bulbo-uréthrale de chaque côté, et surtout la façon dont prennent naissance et s'accolent, chez un grand nombre de mammifères, les deux muscles rétracteurs du pénis permettent d'affirmer que le corps spongieux lui-même peut être considéré comme formé de deux portions paires, fusionnées sur la ligne médiane.

En rapprochant tous ces faits, il est légitime de conclure qu'à l'origine le cordon cellulaire dense représentant l'ébauche des corps caverneux et spongieux se produit dans l'axe même de l'éminence génitale sous la forme d'une traînée impaire formée de deux moitiés symétriques. Plus tard, les centres de prolifération sont au nombre de deux de chaque côté de la ligne médiane : l'un, supérieur, donnera naissance au corps caverneux pair; l'autre, inférieur, entourera le canal de l'urèthre, et, en se fusionnant avec son congénère, formera le corps spongieux impair.

IX. — Origine des couches épithéliales et du mésoderme du tubercule génital.

A. *Couches épithéliales.* — Nous avons vu, à diverses reprises déjà, que c'est le feuillet ectodermique qui recouvre, dès le début, l'éminence cloacale.

D'où provient l'épithélium du sillon cloacal ou *lame uro-génitale*, dont nous avons si souvent parlé et qui est désignée dans toutes nos figures par les lettres *lu*?

Nous avons déjà signalé (p. 135) l'opinion de M. Tourneux, qui pense que l'épithélium du conduit cloacal serait entraîné dans le sillon génital par le fait du mouvement d'abaissement dont l'éperon périnéal est le siège. Pour ne préjuger en rien de l'origine entodermique ou ectodermique de cet amas épithélial, M. Tourneux lui a donné le nom de *bouchon cloacal*. De plus, puisqu'il regarde le raphé périnéal comme constitué par le bord inférieur de l'éperon périnéal, il conclut à la provenance entodermique du revêtement épithélial qui le recouvre.

Sans reprendre en détail les phénomènes de développement, indiqués dans les pages précédentes, je rappelle qu'à partir de l'orifice cloacal jusqu'au bout du tubercule génital, le feuillet ectodermique qui tapisse sa face inférieure (fig. 29 à 37 et fig. 49 à 53) devient la double lame épithéliale (*lame uro-génitale*) par le fait de la réflexion et du reploiement des replis génitaux. Celle-ci ne provient donc pas plus d'en haut que ne le fait l'épithélium de la région anale. Elle se forme, se multiplie sur place et est d'origine ectodermique dans toute la longueur de la portion spongieuse de l'urèthre.

Quant à ce qui concerne le revêtement épithélial du raphé périnéal, il me semble superflu d'insister sur son origine également ectodermique, puisque les replis ano-génitaux sont des lames fibro-cutanées et sont recouverts dès le début par le feuillet corné.

Cependant, bien que de même provenance, le revêtement cutané du pénis et l'épithélium du canal uréthral évolueront dans un sens différent en vertu des conditions de milieu variables dans lesquelles ils se trouveront placés dans la suite.

Leur constitution est d'abord identique, c'est celle de la couche épithéliale qui recouvre toute l'éminence ano-génitale.

Sur le lapin arrivé au quinzième jour de la vie intra-utérine, les différences du revêtement externe et de l'épithélium uréthral s'accentuent : alors (fig. 28 et 33) le feuillet qui recouvre la face externe du tubercule génital est composé d'une couche profonde de cellules cylindriques et d'une couche superficielle de cellules aplaties, toutes pourvues d'un noyau; l'épaisseur des éléments épithéliaux est de 0 mm. 02.

La lame épithéliale qui existe entre la face antérieure de la queue et la face postérieure du tubercule génital a une épaisseur de 0 mm. 04; ce fait est aisé à concevoir, puisque la lame résulte de l'accolement de deux couches épithéliales qui tapissent chacune des faces en question.

Le revêtement épithélial du sillon génital (*lu*) est un peu plus épais que celui de la face externe; mais les deux couches, séparées sur divers points par le sillon génital, atteignent, là où elles sont accolées, un diamètre de 0 mm. 04 à peine.

Sur le mouton long de 1 cm. 5, le feuillet ectodermique qui recouvre la surface externe de l'éminence ano-génitale n'est que de 0. mm. 02 comme sur le lapin de quinze jours; mais le sillon cloacal et le canal de l'urèthre ont sur tout le pourtour un revêtement épais de 0 mm. 04. Il en est de même de celui du rectum dans sa partie terminale (fig. 37 et 38), où toutes les assises *cellulaires* sont formées d'éléments prismatiques.

Je pense que ces observations rapprochées de celles que nous avons faites plus haut sur des embryons plus jeunes légitiment les conclusions suivantes : 1° le revêtement du conduit cloacal et de la surface de l'éminence cloacale est, à l'origine, de même forme et de même épaisseur; 2° plus tard, probablement en raison du développement énorme en superficie des surfaces extérieures, les cellules épithéliales s'accumulent en couches moins épaisses que sur le rectum, dans le sillon génital et dans le canal uréthral.

Sur les coupes sagittales, la lame uro-génitale (*lu*) donne l'impression d'un amas de cellules épithéliales beaucoup plus notable qu'il ne l'est en réalité, comme le montrent les sections transversales : cela est dû à ce que les vues latérales exposent au regard toute la surface épithéliale, supportée par une couche plus ou moins épaisse de mésoderme.

Les couches épithéliales s'épaississent rapidement avec l'âge : sur le mouton long de 1 cm. 8, le canal de l'urèthre ne présente plus de lumière centrale et il est rempli par une lame épithéliale (fig. 39 à 42) atteignant une épaisseur de 1 mm. 2. C'est en parfaite harmonie avec le développement moindre qu'offre l'épiderme superficiel, qui est seulement de 0 mm. 025.

Je n'insiste pas sur les phénomènes d'augmentation de diamètre des couches épithéliales du lapin de seize jours et de l'embryon de porc long de 3 centimètres, ils ne sont que la continuation de ceux que nous venons d'étudier : les cellules épithéliales se multiplient abondamment par karyokinèse pour suffire à cet épaississement et à l'extension en surface des couches de revêtement. Plus tard, l'épithélium de la plus grande partie de l'urèthre se transforme en un épithélium prismatique à plusieurs couches. L'épiderme du pénis

et du périnée aura, au contraire, la constitution de celui de la peau en général; il sera pavimenteux stratifié avec une couche superficielle cornée. Celle-ci fera défaut sur le gland et le prépuce chez la plupart des mamnifères; mais comme pour témoigner de leur origine ectodermique, la muqueuse du gland de certains carnivores (chat), de certains rongeurs (cobaye, rat) développe d'immenses papilles qui se recouvrent d'une coiffe cornée (*odontoïdes*). La genèse de ces épines cornées est en relation intime avec l'évolution des organes génitaux internes. En effet, l'examen du gland des chats *coupés* depuis plusieurs années, m'a fait connaître un fait intéressant [1], à savoir la disparition des odontoïdes cornées à la suite de l'ablation des testicules. De plus, l'épithélium du gland avait produit, sous l'influence de la castration, des bourgeons épithéliaux pénétrant dans le derme à la manière des invaginations glandulaires.

Je signale ces phénomènes, parce qu'ils nous mettent à même de nous faire une idée du retentissement qu'exerce, chez le mâle, l'évolution de la glande génitale sur celle du tubercule génital, quoique ce dernier soit, à l'origine, de forme identique dans les deux sexes.

B. *Mésoderme*. — Je ne reviens pas sur l'origine du squelette membraneux du pénis pour ce qui concerne les embryons de lapin de porc et de mouton. Néanmoins ce n'est pas sur ces animaux que j'ai aperçu et étudié en premier lieu la formation de ce tissu non vasculaire. Comme je l'ai indiqué à la première page de ce travail, mon intention était tout d'abord de rechercher le mode de développement de l'*os pénien*, que les auteurs regardent, les uns, comme indépendant des corps caverneux, et les autres, comme rattaché à ces derniers par un ligament fibreux. J'ai constaté en effet qu'il est précédé, chez le chien, le cobaye, le rat, la souris, par une tigelle cartilagineuse sur sa plus grande étendue, fibreuse dans le bout terminal ou presque complètement fibreuse comme sur le chat; ensuite, remontant plus haut jusqu'à l'ébauche membraneuse des corps caverneux et spongieux, j'ai vu que la portion basilaire du futur os est en continuité parfaite avec le corps caverneux et qu'il est impossible de distinguer le point où finit l'un et où commence l'autre. En un mot, le *tissu érectile des corps caverneux* et l'*os*

1. *Comptes rendus de la Société de biologie*, 2 avril 1887.

du pénis dérivent d'une formation commune, que j'avais désignée d'abord par le nom de squelette *fibreux* embryonnaire. Mais cette dénomination n'est pas assez générale et il vaut mieux l'appeler *squelette pénien embryonnaire* tout court, puisque ses éléments, en se multipliant, donnent naissance à des cellules qui se transforment en tissu conjonctif, cartilagineux, osseux, musculaire, vasculaire, etc.

Ces faits une fois établis sur les animaux pourvus d'un os pénien, il me restait à voir si les mammifères qui en sont privés, présentent une ébauche de squelette membraneux, précédant le tissu érectile.

Étendant mes investigations aux embryons de cheval, de porc, de bœuf, de mouton, de lapin et à ceux de l'homme, j'ai retrouvé partout, sous la même forme et avec la même structure, le squelette pénien embryonnaire.

L'évolution ultérieure de cette ébauche commune est des plus variables non seulement d'un animal à l'autre, mais sur un seul et même individu, selon la région examinée.

Chez l'homme, le cheval, le porc, les ruminants, le squelette embryonnaire des organes génitaux donnera naissance à l'albuginée et aux lames fibreuses et fibro-musculaires [1] du tissu érectile. Il figure, au point de vue morphologique, l'organe de soutien ou de protection au même titre que les tissus squelettiques en général. En même temps que la charpente des organes érectiles se constitue, on voit les vaisseaux sanguins s'y développer et s'y anastomoser en réseaux serrés, qui se dilateront énormément dans la suite. D'autre part, ce tissu qui précède le corps spongieux et les corps caverneux a un rôle des plus importants en ce qui concerne la croissance et le développement. Je ne saurais trop répéter que dans ces amas serrés de cellules mésodermiques jeunes, on aperçoit, pendant toute la période embryonnaire, des exemples de multiplication cellulaire si nombreux qu'on peut en compter des dizaines sur chaque coupe.

Voilà pour les organes copulateurs des animaux où les corps caverneux et spongieux se vascularisent énormément, sauf les enveloppes fibreuses.

Chez le taureau, où la constitution du tissu caverneux est identique à celui qui existe dans les animaux précédents, les éléments

1. Voir mes communications à la Société de Biologie. (*Comptes rendus Soc. de Biol.*, 26 juin, 2 juillet, 23 juillet, 26 novembre 1887.)

embryonnaires donnent naissance en outre à de nombreuses cellules cartilagineuses, de sorte que la gaine des corps caverneux devient fibro-cartilagineuse.

Si nous passons aux animaux pourvus plus tard d'un os pénien, nous observons ce fait remarquable que ce squelette pénien deviendra érectile dans le corps spongieux et la plus grande partie du corps caverneux, tandis que la partie distale de ce dernier se transforme en une tigelle cartilagineuse, puis osseuse, dont le bout terminal sera souvent coiffé d'un cordon fibreux.

L'os pénien n'est donc qu'un dérivé des corps caverneux; ce résultat explique l'observation suivante de Cuvier (*Anat. comparée*, t. VIII, p. 208) :

« Dans les animaux dont l'os pénial forme une bonne partie de la verge, le corps caverneux est beaucoup moins étendu que dans ceux où l'os n'existe pas. La cavité cesse où l'os commence, ses parois se perdent sur la surface de l'os, et se confondent avec son périoste. »

Tout en faisant des réserves sur l'existence d'un cartilage dans le pénis humain *normal*, signalé par quelques auteurs, il persiste chez l'homme adulte un reste de ce squelette embryonnaire. En examinant, aux divers stades jeunes, la partie antérieure et médiane des corps caverneux, j'ai vu qu'il s'y trouve un cordon cellulaire dense, semblable à celui des quadrupèdes précédents. Il occupe l'axe du gland et s'étale en avant, de façon à constituer deux ailerons qui embrassent le canal de l'urèthre et à former une gorge à concavité inférieure rappelant la configuration du squelette primitif du lapin (fig. 49 et 50), et celle de l'os pénien du chien, par exemple. Composé chez les jeunes fœtus du même tissu que les corps caverneux embryonnaires et le squelette primitif des autres mammifères, on voit, dans la suite, ce tissu évoluer chez l'homme, de manière à devenir un véritable tissu fibreux, sans recevoir les vaisseaux dilatés qui restent limités au corps caverneux même. C'est là également l'origine de la lame fibreuse qui occupe l'axe du gland chez l'homme [1].

1. Dans ma communication du 25 juin à la *Société de Biologie* (*Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 1er juillet 1887), j'ai dit textuellement : « Le développement du corps spongieux de l'urèthre est analogue à celui des corps caverneux. Nous ajoutons néanmoins que nous avons vu les vaisseaux y apparaître, avant qu'il en existe dans les corps caverneux. »

La description du corps spongieux embryonnaire du lapin, pages 188 et 189, confirme les faits annoncés.

En parlant des embryons humains, M. Tourneux (*loc. cit.*, 1889, p. 251) dit expres-

Homologies de l'organe copulateur (*génital, pénien*). — La morphologie et l'évolution nous mettent en mesure d'établir l'origine simple ou double, ainsi que les homologies du pénis et des membres locomoteurs.

Selon Serres (*Princ. d'organogénie*), l'ébauche embryonnaire des organes médians serait toujours double. Pour ce qui concerne les organes génitaux externes, Rathke (*loc. cit.*) a abordé la question de leur origine simple ou double, et voici ce qu'il en dit : « La partie essentielle ou le corps du membre génital se compose de trois cordons réunis intimement les uns aux autres. Deux d'entre eux sont juxtaposés et proviennent des os du pubis rudimentaires, avec lesquels ils sont en connexion intime; d'abord pairs, ils se rapprochent et se fusionnent plus loin : ce sont les *corps caverneux*. Le troisième cordon est le plus mince et le plus petit; il se trouve situé sous les deux autres, ne se prolonge pas aussi loin en avant et en arrière que les deux autres; il est aplati et enroulé sur lui-même de façon à former une gouttière conduisant au cloaque. Ce cordon répond au *corps spongieux de l'urèthre*. A partir du corps du pubis, ce dernier s'amincit pour aller se terminer par deux lobes, figurant un gland du pénis fendu. Une autre enveloppe provenant des téguments maintient le membre génital en lieu et place. »

Dans une note, Rathke ajoute qu'il n'a pas pu observer aucun fait favorable à l'opinion de ceux qui pensent qu'à l'origine la verge ou le clitoris fussent composés de deux moitiés symétriques, complètement séparées, comme c'est le cas chez certains mammifères pendant toute l'existence.

Kölliker (*loc. cit.*, p. 1041) affirme, comme il a été dit plus haut, que les *corps caverneux* du pénis se développent en connexion avec les os du bassin et souvent d'abord absolument doubles.

Passons à l'examen des faits.

En jetant les yeux sur les figures de la planche V (fig. 4 à 20), on remarque que les lames cloacales forment, le long du conduit cloacal, des saillies semblables aux palettes qui constituent les bourgeons des membres thoraciques et abdominaux. La base de ceux-ci est indiquée sur les fig. 19 et 20. Au lieu d'être situés sur les parties latérales du tronc, les replis cloacaux ont pris naissance sur la face ventrale de l'extrémité inférieure du corps. En

sément qu'à aucun stade du développement (3e, 4e et 5e mois lunaire) la portion spongieuse proprement dite du canal de l'urèthre n'est enveloppée d'un tissu dense comparable à celui du gland ou des corps caverneux.

Il est probable que le squelette embryonnaire du pénis se développe chez l'homme de la même façon que sur les mammifères que j'ai examinés. Il faudrait donc étudier cet organe sur des embryons du 1er et 2e mois de la vie intra-utérine, pour retrouver des faits de développement comparables à ceux que j'ai observés sur les quadrupèdes, et en particulier les deux prolongements denses et non vasculaires qui enveloppent la fente génitale. Faute de matériaux, je n'en ai pu faire moi-même la vérification.

vertu de leur origine sur les côtés de la ligne médiane, ils sont fusionnés déjà à cette époque, en avant et en arrière du conduit cloacal.

Au fur et à mesure du développement, le repli ano-génital, puis génital, continuera à garder des connexions semblables avec son congénère : il y aura toujours une commissure antérieure (partie supérieure du pénis) et une commissure postérieure (périnée), réunies par les replis pairs. Dans le sexe féminin, le fait est plus manifeste encore.

Nous croyons donc avoir le droit de regarder le tubercule génital impair comme le résultat de la fusion de deux moitiés paires.

La formation du périnée et de l'urèthre masculin continuera à se faire par la réunion de deux moitiés symétriques paires (planches VI et VII).

L'apparition du *squelette pénien* embryonnaire semble débuter par une tigelle impaire (planche VII); mais la suite du développement nous montre que ceci n'est qu'une apparence due au fusionnement de la partie ventrale des replis génitaux; bientôt les centres de prolifération (fig. 51 à 60), devenant plus actifs, se disposent symétriquement, un de chaque côté de l'axe médian. Le corps spongieux est représenté dès l'origine par deux branches paires.

Le pénis des mammifères a, par conséquent, la valeur de deux formations qui, ayant évolué l'une à côté de l'autre, se sont fusionnées de manière à constituer un organe impair. Dans un stade transitoire, la jonction ventrale des deux replis cloacaux transforme les organes génitaux externes en une gouttière; plus tard, ils figureront un anneau, dans le sexe féminin, grâce à la réunion des replis ano-génitaux, tandis que, dans le sexe masculin, ils se transformeront en un canal long et étroit.

Le mode double et symétrique, suivant lequel apparaîtront et se disposeront les vaisseaux et les nerfs dans l'organe génital, est bien d'accord, puisqu'il n'en est que la conséquence, avec ce développement qui se fait à l'aide de deux bourgeons.

Ces faits bien connus, la question suivante se pose : les analogies d'origine et de développement sont-elles suffisantes pour faire de l'organe copulateur l'homologue de l'un ou de deux membres thoraciques ou abdominaux?

Ce serait l'attitude à l'état de repos qui aurait valu à la verge

le nom de *pénis* : *Vulgo tamen penis dicitur*, dit Riolan [1], *a pendendo, ut nonnulli existimant*. Les anciens anatomistes l'appelaient *membrum virile*, expression qui a été francisée. *Appellatur ut plurimum membrum virile, quia iis proprium est*, dit Régnier de Graaf [2]. Dans les anatomies allemandes, je trouve également l'expression de *männliches Glied*.

Je cite ces dénominations afin de montrer que de tout temps on a assimilé cet organe aux membres supérieurs et inférieurs. Ils sont, les uns et les autres, des appendices du tronc.

Voilà pour les apparences. Il s'agit de savoir maintenant si, en réalité, il en est ainsi. A cet effet, on a commencé par étudier cet organe chez les vertébrés inférieurs.

On sait que les sélaciens *mâles* possèdent des nageoires abdominales dont certaines pièces squelettiques ont subi des changements particuliers leur permettant de jouer le rôle d'organes copulateurs. Albrecht [3], qui a étudié en détail la constitution morphologique de l'organe copulateur des sélaciens, arrive à la conclusion qu'il aurait une valeur morphologique égale à celle des membres thoraciques. Il serait l'homologue de deux membres et figurerait la forme originelle du pénis des vertébrés supérieurs. Se fondant ainsi sur une simple comparaison morphologique et sur les connexions, Albrecht conclut que chez les mammifères, y compris l'homme, le pénis ne serait, comme chez les sélaciens, qu'une portion détachée, une dépendance des membres abdominaux.

Les observations de P. Poirier [4] sur l'organe copulateur des sélaciens ne viennent guère à l'appui des déterminations d'Albrecht, puisque, à l'encontre de cet auteur, il pense que cet organe, en se modifiant dans la série animale, va constituer le membre abdominal proprement dit des vertébrés supérieurs.

Les faits embryologiques que j'ai exposés dans ce travail parlent dans le même sens : les replis génitaux se forment simultanément et indépendamment des membres abdominaux, à l'aide de deux bourgeons mésodermiques semblables. Les uns représentent les bourgeons *latéraux* et les autres les bourgeons *ventraux* de l'extré-

1. *Opera omnia*, 1626, *Anthropographia*, p. 262.
2. *Opera omnia*, Amsterdam, 1705, p. 70.
3. *Vergleichend anatomische Untersuchungen*, vol. 1, fasc. I, *Biologisches Centralblatt*, 1er juin 1886; *Centralblatt für chirurgie*, 1886, et *Zoolog. Anzeiger*, avril 1886.
4. *Du développement des membres*, Thèse d'agrég., Paris, 1886.

mité inférieure du tronc. C'est ce qui voisinage explique que les uns et les autres s'attacheront plus tard, par leur base, sur les os du bassin et qu'il existera des anastomoses vasculaires et nerveuses entre ces deux sortes d'organes.

La suite du développement montre bien qu'il n'est pas possible de faire de l'organe copulateur l'homologue des membres locomoteurs. Ceux-ci se différencient en une série de segments se succédant dans un certain ordre; il n'y a rien de pareil dans le pénis, dont la charpente de soutien a une forme bien dissemblable. Il est vrai qu'Albrecht cite, en faveur de sa conception, les exemples de pièces cartilagineuses et osseuses développées dans le pénis de l'homme, comme dans le cas de von Lenhosséck (*Arch. de Virchow*, vol. 60), et il les homologue aux segments de l'organe copulateur des sélaciens. Je ne puis souscrire à cette vue : ces formations sont, à mes yeux, le fait de processus pathologiques et ne ressortent point du domaine de l'atavisme.

Donc le pénis est, non point un *membre*, mais un *organe* copulateur, bien que les tissus qui le composent puissent présenter toutes les variétés d'éléments anatomiques qu'on rencontre dans les membres thoraciques et abdominaux. L'histogenèse, en d'autres termes, s'y fait d'après les mêmes lois que dans n'importe quel organe et en particulier dans les extrémités. A l'origine, les bourgeons copulateurs sont constitués, de même que les membres locomoteurs, par un tissu mésodermique susceptible de devenir tissu squelettique, musculaire, strié et lisse, etc., et recouvert par l'ectoderme. Comme dans les membres, le squelette copulateur parcourt trois phases : d'abord membraneux chez tous les mammifères, il persistera à l'état fibreux ou bien il deviendra fibro-vasculaire, fibrocartilagineux, cartilagineux et même osseux sur une certaine étendue.

La charpente fibro-vasculaire (érectile) est loin de donner à l'organe copulateur un caractère d'infériorité ou de figurer un état régressif. Dans ces conditions, et à l'état de repos, il est d'une souplesse qui le dérobe aux coups et aux blessures; il devient un appendice peu gênant par son volume. Lorsqu'au moment de l'érection, les aréoles vasculaires se remplissent de sang, il est néanmoins susceptible d'acquérir des dimensions et une rigidité suffisantes, d'autant plus que la présence des fibres musculaires lisses concourt à augmenter d'une façon active la pression du sang.

X. — Évolution des organes génitaux externes dans le sexe féminin

L'étude des divers stades que nous avons passés successivement en revue et l'inspection des figures de la planche V et VI nous démontrent que sur tous les embryons indistinctement la division du cloaque et du conduit cloacal se fait, normalement, de la même façon. Sur tous, le sillon cloacal se creuse, grâce à la réflexion des replis ano-génitaux, et ceux-ci l'entourent et le ferment successivement d'arrière en avant.

Lorsqu'on observe plus tard des fœtus de porc et de mouton, on reconnaît aisément le sexe : le pénis, comme l'a déjà signalé Rathke (*loc. cit.*), est dirigé horizontalement vers l'ombilic, tandis que le clitoris est recourbé en arrière par-dessus le périnée. Ceci est dû à l'absence de soudure des replis génitaux chez la femelle et au fusionnement, le long de la face ventrale, des replis génitaux du mâle. Chez ces quadrupèdes, les replis génitaux forment une lame continue avec la peau du ventre.

Ces ressemblances des premiers stades, dans les deux sexes, s'expliquent aisément, puisque sur tous les embryons que l'on étudie, on constate la présence des replis ano-génitaux, qui se recourbent en bas et se soudent pour constituer le repli préanal et le rudiment périnéal. Mais bientôt il y aura une différenciation, qui se traduit dans le sexe féminin par un arrêt dans la réflexion et la soudure des replis génitaux. Toute la partie du sillon génital située en avant du périnée persistera sous forme d'une cavité profonde (*vestibule du vagin*); l'endroit formé, en dernier lieu, par la réunion des replis ano-génitaux constituera la commissure, dite *fourchette*. L'arrêt plus précoce dans la soudure des replis ano-génitaux aura pour conséquence une étendue moindre de l'espace (périnée) qui existe entre l'orifice externe du sinus uro-génital (vulve), d'une part, et l'ouverture du segment terminal du tube même digestif, d'autre part.

Comment se fait la différenciation ultérieure des replis génitaux? Et, en second lieu, le squelette embryonnaire existe-t-il sous la forme chez le type femelle que sur les embryons mâles?

Une étude très courte nous suffira pour résoudre ces problèmes.

La fig. 47 représente une section transversale des organes géni-

taux externes d'un embryon de mouton femelle long de 4 centimètres. Comme le tubercule génital ou clitoris est recourbé en arrière par-dessus le périnée, la section passe par deux points de cet organe, au niveau de son sommet et de sa base. La comparaison de cette figure avec les dessins 49 à 60 fait aisément comprendre les homologies complètes qui existent à l'origine dans les organes génitaux externes des deux sexes et les différences qui se manifesteront plus tard. On aperçoit en *se* un sillon profond qui marque la limite entre les replis génitaux et les membres postérieurs. Les replis génitaux ne forment plus une saillie indivise de chaque côté de la ligne médiane : on y reconnait une portion externe plus notable (*gdl*), formant plus tard les grandes lèvres : Tiedmann les a appelés les *plis cutanés longitudinaux*; Bischoff, les *replis cutanés*; Rathke, les *plis longitudinaux*; Kölliker se borne à leur donner le nom général de *replis génitaux*.

A la face interne on aperçoit un autre sillon (*s*), moins profond que le premier, qui sépare chaque grande lèvre en partie seulement d'un repli moins marqué (*ny*), *petite lèvre* ou *nymphe*. Celle-ci est séparée à son tour de sa congénère par le sillon génital (*sg*). Profondément et vers la ligne médiane, on distingue une masse de tissu formé d'éléments très serrés. Les vaisseaux qui sont très abondants dans le reste des grandes et des petites lèvres manquent à peu près complètement dans cette masse centrale. Celle-ci figure, à cette époque, une formation indivise, bien que sa portion antérieure (ventrale) envoie dans chacune des petites lèvres un prolongement contournant le sillon génital. En comparant la conformation de ce squelette embryonnaire à ce qui existe au même niveau sur les embryons mâles (fig. 51 et fig. 57), on saisit du premier coup d'œil les analogies les plus étroites; la portion médiane et plus profonde est le corps caverneux embryonnaire; de même, les deux branches divergentes représentent l'ébauche embryonnaire du corps spongieux (*bulbe du vagin*). Les artères et les veines dorsales du clitoris, ainsi que les nerfs, plus abondants que chez le mâle, ont des connexions identiques par rapport à ce squelette érectile embryonnaire. Quant à la portion terminale du clitoris (dessinée en coupe au-dessus des petites lèvres, fig. 47), elle n'est que la répétition, comme configuration et comme structure, de l'extrémité distale du tubercule génital mâle (fig. 49, 50, 55 et 56).

Il est légitime de conclure de ces faits : 1° que les replis géni-

taux du type féminin se différencient en grandes et petites lèvres, grâce à l'accroissement plus considérable de leur partie externe ou latérale. Au lieu de se recourber en dessous et vers la ligne médiane, elles s'étendent au dehors ; le sillon (*s*) n'est que la conséquence de ce développement inégal. L'opinion classique est celle-ci : les petites lèvres dérivent des deux lèvres du sillon génital, pendant que les replis génitaux constituent les grandes lèvres. Il est plus exact de dire que les replis génitaux servent à former aussi bien les petites que les grandes lèvres, mais par suite de l'absence du mouvement qui porte la face médiane de chaque repli l'un vers l'autre, celui-ci s'étendra surtout dans le sens transversal.

D'autre part, on homologue classiquement les bourses ou scrotum aux grandes lèvres : nous faisons cependant remarquer que la grande lèvre représente réellement tout le repli génital, sauf la petite lèvre, c'est-à-dire correspond chez le mâle à tout le revêtement cutané du pénis. Comme le scrotum n'est qu'une minime portion de cette enveloppe cutanée, c'est-à-dire des replis génitaux, il n'a pas pour homologue toute l'étendue des grandes lèvres dans le sexe féminin.

L'homologie du bout terminal du clitoris avec le gland du pénis est parfaite à cette époque de l'évolution : même squelette pénien embryonnaire, même sillon génital (comparer fig. 47 à fig. 49 et 50) ; plus tard, celui-ci se fermera chez le mâle, mais restera ouvert sur la femelle ; le gland du clitoris est non pas *imperforé*, comme on dit habituellement, il est *fissuré* à sa face inférieure. Plus en arrière, même homologie des parties constitutives du tubercule génital (fig. 47 et fig. 52 et 57), mêmes connexions des vaisseaux et des nerfs dorsaux de la verge ou du clitoris, sauf la différenciation déjà nette du repli génital en petites lèvres et grandes lèvres, tandis que chez le mâle tout le repli génital se porte au-devant de son congénère pour constituer la paroi inférieure de l'urèthre.

Si nous supposons, chez le mâle, que la soudure des replis génitaux fasse défaut à la face inférieure du pénis, nous aurons la persistance de cet état, rappelant le type femelle, c'est-à-dire un corps caverneux et un gland normal dans sa partie dorsale : j'ai publié, en collaboration avec M. Roger [1], un exemple d'une conformation

1. *Anatomie des organes génito-urinaires d'un chien hypospade.* (Ce *Journal*, 1889.)

pareille sur un chien hypospade où le gland était pourvu d'un os pénien comme chez les chiens ordinaires.

L'évolution du squelette pénien primitif suit une marche analogue dans les deux sexes : chez le mâle, il se différencie en corps spongieux et en corps caverneux ; chez la femelle, il deviendra, dans la partie dorsale, le corps caverneux du clitoris et dans la portion ventrale, le *bulbe du vestibule* ou *de la vulve* se continuant, en haut et en avant, avec celui du côté opposé au-dessus du sillon génital, comme on le voit sur la fig. 47.

Le clitoris de la plupart des mammifères restera, au point de vue morphologique et histogénétique, à un stade moins avancé que le pénis. Il conservera la forme d'organe fissuré sur sa face ventrale. Le tissu de soutien renfermera des aréoles vasculaires moins larges dans le bout terminal du clitoris, aussi bien dans la partie dorsale que dans les lèvres du sillon génital (*frein du clitoris*). Ajoutons néanmoins que sur les espèces qui ont un os dans le pénis, comme le fait remarquer Cuvier (*loc. cit.*, p. 254), les femelles ont également un osselet dans le clitoris ; tels sont la *loutre*, les *ours*, les *chats*, les *rongeurs*.

Quoiqu'on l'ait signalé sur les chiennes et le chat domestique, je n'ai pas pu constater son existence dans le clitoris de ces animaux. Je n'ai observé qu'un *nodule fibreux*, qui, à la palpation, il est vrai, en impose pour une formation cartilagineuse ou osseuse. Par contre, l'os clitoridien existe parfaitement, avec tous les caractères du tissu osseux, sur la lionne, dont j'ai pu examiner un clitoris au laboratoire d'anatomie comparée du professeur Pouchet.

Voilà pour les analogies qu'offre l'ébauche embryonnaire des organes génitaux jusqu'au moment où le cloisonnement du cloaque et du conduit cloacal a amené la séparation du tube digestif d'avec le sinus uro-génital. Dans les deux sexes, à cette époque, on voit donc que la portion du canal de l'urèthre qui est constituée s'étend de la vessie au fond du sillon génital (tout l'urèthre féminin, portion prostatique et membraneuse de l'urèthre masculin).

Dans les deux sexes, la soudure des replis ano-génitaux a produit la partie postérieure du périnée (pont ano-vulvaire chez la femme, périnée ano-bulbaire chez l'homme).

Il s'agit à présent d'examiner la question suivante : à quelle époque et de quelle façon ce sillon génital devient-il le vestibule

du vagin, c'est-à-dire une cavité dans laquelle s'ouvrent l'urèthre d'une part, le vagin de l'autre?

Les livres classiques répètent à l'envi que dans la partie antérieure (ventrale) du cloaque (résultat du cloisonnement cloacal) se rendent l'allantoïde et les canaux de Wolff, en dedans desquels s'abouchent les canaux de Müller. Nous ajoutons encore une fois (voy. p. 179) que cette partie antérieure porte le nom de *sinus uro-génital*. Les livres les plus récents qui traitent cette question essayent de simplifier cet état indifférent et embryonnaire en donnant des schémas qui, à mon avis, ne font qu'augmenter l'obscurité des descriptions.

Je vais même plus loin : ils figurent des choses inexactes en ce qu'ils font déboucher les canaux de Müller dans le sinus uro-génital, à cette période précoce de la vie embryonnaire. C'est de propos délibéré que j'ai omis de parler de ces conduits jusqu'au moment où les replis ano-génitaux ont séparé définitivement le sinus uro-génital d'avec le tube digestif.

En effet, en suivant l'évolution des canaux de Müller, Langenbacher [1] a montré que sur l'embryon de lapin long de 1 centimètre, le conduit de Müller se termine à la partie supérieure du corps de Wolff par un cordon solide ou plein; que, sur celui de 15 millimètres de long, la pointe de ce cordon plein ne dépasse pas le milieu du corps de Wolff; c'est seulement sur l'embryon de 2 centimètres de long qu'elle atteint la partie inférieure du corps de Wolff. Or, nous savons qu'à cette époque non seulement le cloaque est divisé en canal uro-génital et en tube digestif, mais l'ébauche du périnée existe dans les deux sexes. Ce n'est que sur l'embryon de lapin de 2 cm. 5 à 3 centimètres que le bout inférieur des conduits de Müller arrive au niveau du sillon génital.

Dohrn (*Marburg. Gesellschaft*, 1869 et 1871) a exposé depuis longtemps des phénomènes semblables sur les embryons de bœuf, de mouton et chez l'homme.

M. Tourneux [2] a précisé ces rapports sur les embryons humains : les conduits de Müller répondent au sommet du corps de Wolff sur l'embryon long de 19 millimètres (2e mois), au milieu de cet organe sur celui de 24 millimètres.

A cette époque, nous savons, par l'étude précédente, que le cloi-

1. *Archiv f. mikr. Anat.*, 1881.
2. *Revue biologique du nord de la France*, mars 1889, et *Journal de l'Anat. et de la Physiologie*, 1884.

sonnement du cloaque et de son conduit est achevé dès longtemps.

Il faut même s'adresser à des embryons de 3 à 4 centimètres de long, pour voir l'extrémité des conduits de Müller arriver au sillon génital, c'est-à-dire à cette portion qui va devenir le vestibule (canal vestibulaire de Tourneux).

Les extrémités inférieures des conduits de Müller paraissent tout d'abord dépourvues de lumière centrale; du moins celle-ci ne se creuse que très tardivement. Il n'y a donc pas, dit Tourneux (*loc. cit.*, p. 14), chez la plupart des embryons, à proprement parler, abouchement des conduits de Müller dans le sinus uro-génital (*canal vestibulaire*) ou sillon génital, mais plutôt adossement des épithéliums de ces différentes cavités. Sur 800 préparations, Dohrn[1] n'a vu qu'une seule fois l'abouchement des conduits de Müller dans le sinus uro-génital.

Ajoutons que Thiersch, Dohrn et Tourneux ont amplement démontré que les deux conduits de Müller sont distincts encore l'un de l'autre, au moment où leur extrémité terminale arrive au niveau du canal vestibulaire (*sillon génital*).

Si nous précisons l'évolution et les connexions primitives des conduits de Müller avec le sillon génital, c'est pour montrer qu'ils sont obligés, pour arriver au vestibule, de s'insinuer, pour ainsi dire, entre le canal de l'urèthre et le rectum, et de descendre côte à côte, comme deux canons de fusil, dans la cloison uréthro-rectale. D'abord séparés, ces deux tubes épithéliaux se rapprochent et se fusionnent pour former le canal utéro-vaginal[2].

Les auteurs que nous venons de citer donnent les renseignements les plus circonstanciés sur l'endroit, variable selon l'animal, où débute la fusion des conduits de Müller. Mais personne n'a cherché, que

1. *Centralblatt f. Gynaekologie*, 1878, p. 504.

2. Comme je l'exposerai plus loin, le mode de fusionnement des deux conduits de Müller est, à mes yeux, le résultat du rapprochement et de la réflexion des lames latérales de la partie inférieure du tronc : c'est une conséquence de l'évolution de toute la région, variable selon les animaux. J'ajoute que M. Tourneux a essayé, le premier que je sache, d'expliquer la bifidité plus ou moins grande de l'utérus, selon les espèces et l'absence de fusion des conduits de Müller chez certains marsupiaux. D'après cet auteur (*Société de Biologie*, 19 avril 1884, et ce *Journal*, 1884, p. 342), la division plus ou moins profonde de l'utérus, la petitesse plus ou moins accusée du corps résulteraient uniquement de ce fait que la limite entre le vagin et l'utérus a remonté plus ou moins haut dans le cordon génital. Chez les marsupiaux, la non-fusion des conduits de Müller serait la conséquence d'une disposition spéciale des uretères, qui, au lieu d'embrasser dans leur courbure le cordon génital, s'engagent dans l'épaisseur même de ce cordon, entre les conduits de Müller qu'ils séparent.

je sache, à élucider la cause prochaine de cette fusion. En admettant, classiquement, que le cloisonnement du cloaque résulte de l'abaissement d'un repli moyen, on ne songe plus à voir si ultérieurement il ne se produirait pas un tassement médian, par rapprochement des parties latérales de ce septum transversal. Cependant nous avons vu (p. 150 et suivantes) que, dans les stades les plus jeunes, les lames latérales de la splanchnopleure et de la somatopleure se rapprochent et s'infléchissent l'une vers l'autre pour fermer le tube digestif et les parois de l'extrémité inférieure du corps.

De cette façon, le cloisonnement du cloaque et du conduit cloacal aboutit, dans les deux sexes, à la formation de la portion du canal uréthral, étendue de la vessie au sillon génital et séparée du rectum par la cloison uréthro-rectale. Ce segment du canal uréthral correspondra plus tard à l'urèthre de la femme et à la portion prostatique et membraneuse de l'urèthre de l'homme.

Le reste du sinus uro-génital et le sillon génital persistera chez la femme en conservant la forme embryonnaire, tandis que dans le type masculin, ils constituent la portion spongieuse de l'urèthre, grâce à la réflexion et à la soudure des replis génitaux.

Pour quelle raison les conduits de Müller viennent-ils s'aboucher, dans le sexe masculin dans la région prostatique, tandis que, chez la femme, ils arrivent à s'ouvrir plus bas, dans le vestibule? Chez l'homme, les lames latérales du cloaque se comportent de même que les replis génitaux; les uns et les autres continuent leur mouvement de rapprochement médian, même après leur soudure, et semblent opposer ainsi un obstacle au bourgeonnement et à la descente de l'extrémité inférieure des conduits de Müller.

Cette dernière est arrêtée au niveau de la région prostatique et devient un organe rudimentaire (*utricule* ou *sinus prostatique*).

Dans le sexe féminin, il y a arrêt dans le rapprochement et dans la fusion des replis génitaux en avant du pont ano-vulvaire; mais les lames latérales de la cloison uréthro-rectale continueront à se rapprocher de la ligne médiane, d'une façon si lente, il est vrai, que les extrémités inférieures des conduits de Müller peuvent, sur ces entrefaites, bourgeonner et pénétrer dans le tissu mésodermique qui relie l'urèthre au rectum. Elles finissent par déboucher dans le sinus uro-génital; mais le mouvement de rapprochement des parties latérales continuant à se faire, les deux conduits de Müller se juxtaposent et, au point de contact, ils se fusionnent sur

une étendue plus ou moins grande selon l'espèce animale : de là l'origine du canal *unique utéro-vaginal* [1].

Grâce à ces notions dues au développement normal, nous allons essayer d'expliquer les anomalies qui résultent d'un arrêt de l'évolution dans la région génitale de la femme.

Jeannel (*loc. cit.*), qui a tenté de classer les vices de conformation d'après leur âge embryonnaire, déclare ne pas concevoir embryogéniquement l'anus vaginal, puisque jamais l'intestin n'est en communication avec les conduits de Müller, ceux-ci étant toujours fermés par l'hymen jusqu'au moment de leur abouchement au fond du sillon génital.

Nous n'avons pas l'intention d'examiner toutes les anomalies dont le canal utéro-vaginal peut devenir le siège par suite des troubles de développement que subissent les canaux de Müller [2].

Le seul point que nous tenions à étudier se réduit à l'examen de ce qui se produira dans le sexe féminin, dans le cas de défaut de rapprochement des lames latérales du cloaque, au niveau où elles devraient former la cloison uréthro-rectale. Cet arrêt de dévelop-

1. Le développement morphologique est la seule base solide sur laquelle on puisse asseoir l'homologie des organes. Le canal de Müller subissant chez le mâle un développement incomplet, et chez la femelle un développement complet, aboutit forcément en deux points très différents du sinus uro-génital dans les deux sexes. Ces deux points sont situés à des hauteurs différentes et ne présentent partant aucune homologie. Aussi ne puis-je souscrire à l'opinion de ceux qui pensent que l'urèthre féminin aurait pour homologue la portion prostatique seule de l'urèthre masculin, tandis que la portion membraneuse manquerait chez la femme.

Tout l'urèthre correspondant à la portion prostatique et membraneuse est formé dans les deux sexes, par le fait du cloisonnement du cloaque, à l'époque où l'extrémité inférieure des conduits de Müller n'est encore qu'au bord supérieur de la cloison recto-uréthrale. Le bourgeonnement étant moindre chez le mâle, il ne restera qu'un rudiment des conduits de Müller qui figure à la fois l'utérus et le vagin.

Les exemples venant à l'appui de cette interprétation abondent en anatomie comparée : chez les solipèdes (cheval, etc.), l'extrémité inférieure du cubitus d'une part, celle du péroné de l'autre, ont perdu, en raison de leur faible développement, les rapports que ces pièces osseuses affectent avec l'extrémité inférieure du radius et du tibia, et surtout avec les os du carpe et du tarse chez les mammifères pentadactyles.

Comme nous l'avons montré pour le segment terminal du tube digestif (p. 150), le principe des connexions n'est que relativement vrai, lorsqu'il s'agit de comparer deux organes dont les rapports varieront en raison de leur développement. A ceux qui prétendent que le sinus prostatique est un *vagin mâle*, puisqu'il représente l'extrémité inférieure des conduits de Müller chez l'adulte, et que, par suite, la région prostatique répond seule à l'urèthre féminin, il est facile de montrer que d'autres connexions sont en opposition avec celle-ci. Qu'il me suffise de citer le fait suivant : les glandes de Méry, improprement appelées de Cowper, débouchent à l'origine de la portion spongieuse, immédiatement en avant de la terminaison de la portion membraneuse. Chez la femme, les glandes de Bartholin, homologues des glandes de Méry, débouchent sur les côtés de l'hymen, un peu au-dessous du méat urinaire.

2. Voir le mémoire de Livius Fürst (*Monatschrift f. Geburtskunde*, t. XXX, 1867).

pement aboutira à l'imperforation de l'anus avec abouchement du rectum dans le vagin ou le vestibule. Je me borne à relever, dans un certain nombre d'observations, les lésions concomitantes, parce qu'elles nous permettront, grâce aux faits de développement normaux que nous venons de passer en revue, de mieux nous rendre compte du processus qui a déterminé la production de ces malformations.

Dans l'observation de Boyer (j'emprunte ces faits à Duros : Thèse de Paris, 1889, p. 27), il existait deux vagins; dans celle d'Asthon, il y avait deux utérus et deux vagins; dans celle d'Ainsworth (*loc. cit.*, p. 62), l'utérus était bifide.

Rizzoli [1] relate le cas d'une fille de neuf ans où le rectum s'ouvrait dans la fosse naviculaire; de plus, la grande et la petite lèvre du côté droit étaient plus développées que celles du côté gauche; il en était de même des fesses et du membre pelvien. Rizzoli ajoute qu'Amabile rencontrait, dans un cas semblable, le bassin un peu moins développé d'un côté, et le membre inférieur du même côté était plus court d'un centimètre.

Nous ajoutons à cette liste l'observation de O. Piering [2] : Une fille de vingt-trois ans, *enceinte*, et ayant accouché très facilement plus tard, présentait une imperforation de l'anus et un abouchement anormal du rectum dans la fosse naviculaire. Le coccyx était complètement absent; de même, les deux dernières vertèbres sacrées faisaient défaut.

Enfin, nous citons le fait, décrit par Joseph [3], d'une petite fille de trois ans ayant les organes génitaux en apparence normaux et l'orifice anal à sa place habituelle. Cependant l'autopsie prouva l'existence d'un vagin double, dont le plus petit s'abouchait dans le rectum.

Ces quelques exemples nous mettent à même de concevoir le mode de production des malformations susmentionnées. Que par suite d'un arrêt de développement de l'un des replis cloacaux, il ne se soit pas suffisamment rapproché de son congénère dans sa portion inférieure, il y aura une anomalie double : un abouchement du rectum, soit dans le vagin, soit dans le vestibule; et plus tard une communication du rectum avec le vagin ou le vestibule.

1. *Clinique chirurgicale*, trad. franç., 1872, p. 454.
2. *Zeitschrift f. Heilkunde*, vol. X, p. 217, 1889.
3. *Beiträge zur Geburtshülfe u. Gynaekol.*, Bd. III.

D'autre part, vu l'absence de rapprochement et de soudure des replis cloacaux ou ano-génitaux, les deux conduits de Müller continueront leur descente sans arriver au contact sur la ligne médiane, ce qui amènera fatalement un utérus ou un vagin double. C'est de cette façon que je me rends compte de la coïncidence si fréquente de ces deux sortes de malformations dans le sexe féminin [1].

Résumé et conclusions générales.

Si l'on veut bien considérer les organes principaux qui aboutissent au cloaque, on voit, sur la fig. 1 (planche V), que leurs connexions sont si simples qu'ils semblent figurer un dessin schématique. J'appelle néanmoins l'attention sur les rapports du conduit cloacal (*cc*), qui divise l'éminence cloacale en une portion antérieure ou ventrale et une portion postérieure ou dorsale. On peut juger d'un coup d'œil les modifications qui surviennent au fur et à mesure du développement en comparant les figures 21, 22 et 34; il y a allongement vertical de l'éminence cloacale et du conduit cloacal. Il ne s'agit ici ni de glissement ni d'abaissement mécanique d'une partie quelconque; le processus est le même que celui qui précède la formation des paupières et que j'ai signalé, à propos de la croissance du conduit cloacal et de la formation de la région anale : le bourrelet qui entoure l'orifice cloacal s'allonge par le fait de la croissance de ses lèvres et augmente d'autant l'épaisseur de l'éminence et la longueur du conduit.

Si les choses continuaient de la sorte, le rectum irait s'ouvrir au bout du pénis, après le cloisonnement du cloaque et de son conduit. Il n'en sera rien; à cet effet, la partie de l'éminence cloacale, située en avant de l'orifice du conduit cloacal, se met à s'accroître en épaisseur et en longueur (fig. 22, 28 et 34) d'une façon relativement colossale par rapport à la partie postérieure de l'éminence.

1. Si j'ai cru devoir insister à diverses reprises, pages 150 et 175, sur la coexistence des malformations des organes génito-urinaires, du rectum et de l'anus, d'une part, et des arrêts de développement du tronc et des membres inférieurs, d'autre part, c'est à cause de la corrélation intime des phénomènes évolutifs qui ont lieu dans une région donnée. A l'appui de cette assertion, je cite les faits suivants : v. Recklinghausen (*Archiv. de Virchow*, vol. 106, p. 375 et suivantes, 1886) relate plusieurs observations de *spina-bifida* (rachischise, myélocystocèle, etc.) accompagné non seulement de l'arrêt de développement des organes génito-urinaires et du rectum, mais encore de la persistance de la fente par laquelle l'intestin et la vessie (dépourvus de paroi ventrale), se continuaient avec les lèvres non fermées de la fente abdominale.

N'étant plus limité en arrière, à partir de ce point, le conduit cloacal devient le *sillon cloacal*, qui s'étend sur toute la face inférieure de la partie antérieure de l'éminence.

Ces faits bien connus, quelques schémas très simples résumeront le mode suivant lequel la cavité du cloaque, puis son conduit, se divisent. Ils feront comprendre le processus qui préside à l'allongement et à l'épaississement de la cloison uréthro-rectale (*ure* des coupes longitudinales).

Le schéma III de la fig. 3 du texte représente la cavité cloacale (*cl*) circonscrite par les replis cloacaux (*rpcl*); le schéma III montre le début de la crête qui se forme sur chaque face interne du cloaque en regard l'une de l'autre; à cet effet, chaque repli cloacal s'épaissit

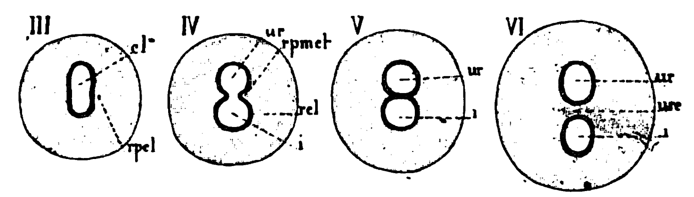


Fig. 3. — Schémas destinés à résumer le mode de cloisonnement du cloaque chez les Mammifères. — *cl*, cavité du cloaque; *rpmcl*, crêtes ou replis que la lame cloacale de chaque côté envoie dans la cavité cloacale; *ur*, canal uro-génital; *i*, rectum; *ure*, cloison uréthro-rectale, résultant de la fusion des deux replis longitudinaux des lames latérales, ou replis cloacaux (*rpcl* et *rcl*.)

(schéma IV) en un pli longitudinal et latéral (*rpmcl*). Ces plis latéraux arrivent au contact sur le schéma V, étranglent la cavité cloacale qu'ils divisent en un canal antérieur ou uro-génital (*ur*), fig. 3, et en un canal postérieur ou intestinal (*i*). Plus tard, les plis latéraux, le tissu mésodermique y compris, se fusionnent sur la ligne médiane et il en résulte une cloison transversale (*ure*) ou uréthro-rectale.

Pendant que le cloisonnement se passe jusqu'à l'orifice externe du conduit cloacal, la portion antérieure de l'éminence cloacale ne s'est pas seulement allongée énormément, mais ses parties latérales et inférieures (correspondant à *r*) du schéma XI (fig. 5 du texte) se sont encore infléchies en bas et en arrière; de là la production du *sillon cloacal* (*lu*). Rien de semblable ne se passe sur la partie postérieure de l'éminence (*rap*, schémas VII à X, fig. 4 du texte) : en examinant la face inférieure de l'éminence cloacale (schéma VII), on voit en (*r*) l'orifice du rectum situé sur un plan plus profond et en (*scl*) le sillon cloacal, limité par les replis cloacaux fig. 4 (*rcl*),

qui sur les côtés et en arrière se continuent avec la partie postérieure ou repli postanal (*rap*). Pour former la dépression anale, la partie postérieure des replis cloacaux ou ano-génitaux (*rag*) se rapproche de sa congénère en s'infléchissant vers la ligne médiane (schéma VIII). Le sillon cloacal se rétrécit d'autant à ce niveau. Puis (schéma IX) ces replis arrivent au contact et enfin (schéma X) ils se touchent et se fusionnent. Il est facile de comprendre pourquoi le repli postanal ne prend pas part *à cette époque* à cette réflexion vers la ligne médiane : en effet, la partie de l'éminence cloacale située en avant de l'orifice cloacal ou rectal est le siège d'un accroissement relativement énorme, pendant que celui du repli postanal est très faible. Les saillies latérales des replis ano-génitaux

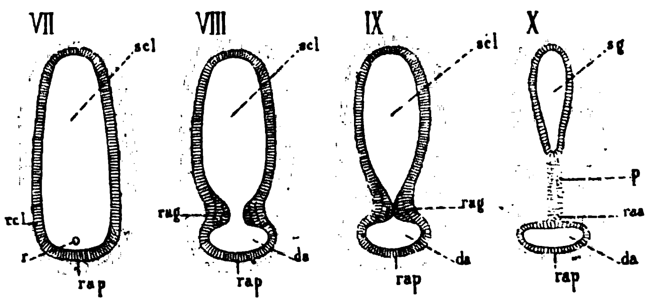


Fig. 4. — Schémas destinés à montrer le mode de formation du périnée et de la dépression anale (vues de face). — VII, *r*, orifice rectal aboutissant au sillon ano-génital ou cloacal (*scl*); *rap*, repli postanal; *rcl*, bords inférieurs des replis cloacaux. — VIII, *rag*, crêtes formées par les replis cloacaux et aboutissant, sur les schémas IX et X, à la séparation du sillon génital (*sg*) d'avec la dépression anale (*da*); *p*, périnée; *raa*, repli préanal,

sont si considérables au contraire qu'on en a fait des masses spéciales, dites ***bourrelet génital.*** En se recourbant l'un vers l'autre et en se soudant en (*p*), les replis ano-génitaux (schémas VII à X, *rag*) produisent un repli unique, le ***repli préanal*** (***raa***). Celui-ci délimite avec le repli postanal (*rap*) une fente à grand diamètre transversal : c'est la ***dépression anale*** (***da***).

Rien de plus facile que de se rendre compte du mode de formation de cette fente transversale : en recourbant dans toute sa longueur un arc ou une tige souple et élastique, on lui fait décrire un cercle; mais si l'on plie l'une vers l'autre la moitié seulement de chacune des deux branches, on circonscrira un espace en forme de fente. Les replis ano-génitaux s'infléchissent de cette façon en regard du repli postanal pour donner naissance à une fissure transversale[1].

1. Voir mes communications à la *Société de Biologie*, 1er février et 24 mai 1890.

Plus tard, la configuration de cette dernière se modifiera : elle deviendra triangulaire, arrondie, étoilée ou figurera enfin chez l'homme une ouverture à grand diamètre antéro-postérieur, grâce au rapprochement des commissures latérales. A cet effet, les replis préanal et postanal s'épaississent, les sphincters se développent dans leur intérieur et la muqueuse de la région anale se plisse longitudinalement, sous l'influence du retrait qu'elle subit ainsi dans le sens circulaire.

Quant à la portion de l'éminence cloacale qui est située en avant du repli préanal, elle forme le *tubercule génital*. Sur une coupe frontale, celui-ci a la forme d'un fer à cheval, dont les branches seraient fortement recourbées, de telle sorte que l'intervalle représente un *sillon dit génital*, comblé en partie par l'épithélium *uro-génital* (*lu*,

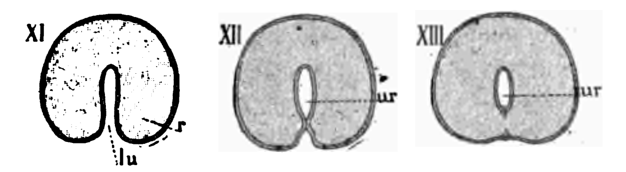


Fig. 5. — Schémas montrant le mode de soudure des replis génitaux chez le mâle, à l'effet de fermer le canal de l'urèthre et de constituer le périnée ano-scrotal et la paroi inférieure du canal uréthral.

schéma XI). D'après le processus de formation de la dépression anale, il est aisé de comprendre que le canal de l'urèthre ou urogénital se continue directement avec le sillon génital. Dans les deux sexes, le rudiment périnéal se transforme en périnée selon le mode figuré dans le schéma XII (fig. 5) et qui n'est que la suite du cloisonnement du cloaque : la face interne et inférieure d'un repli génital se rapproche de celle de sa congénère ; l'épithélium est repoussé partie en bas, partie en haut, ce qui transforme le sillon génital en un canal par la continuité du tissu mésodermique d'un côté avec celui de l'autre : il y a soudure effective (schéma XIII).

Dans le sexe féminin, l'espace ou pont ano-vulvaire (périnée) se constitue d'après le même processus (schéma X, *p*); mais ici le bourgeonnement, et la descente progressive des canaux de Müller entre l'urèthre et le rectum et leur abouchement dans le sillon génital, concordent avec l'arrêt précoce du processus. Le tubercule génital persiste sous cette forme primitive ; ses bords restent munis des deux replis génitaux (les petites lèvres ou nymphes) délimitant toute la vie la gouttière génitale ; cependant la forme primitive de

ces replis se modifie en ce que leur portion externe se sépare de leur portion interne par un sillon superficiel et constitue les grandes lèvres.

Dans le type mâle, la soudure des replis génitaux se poursuit (*p*, schéma X), sauf anomalies, jusqu'au bout du gland (périnée ano-scrotal et formation de la paroi inférieure du canal de l'urèthre jusqu'au méat urinaire, selon le mode figuré schémas XI à XIII).

Le raphé périnéal, ano-bulbaire, sous-uréthral, scrotal, pénien, est la conséquence du mouvement de réflexion des replis ano-génitaux, lesquels continuent à se rapprocher de l'axe pénien après leur soudure : la partie médiane du périnée se trouve ainsi refoulée en bas et forme une crête saillante et sagittale (fig. 1 et 2 du texte).

Pour mieux faire comprendre les dénominations multiples, l'enchaînement des phénomènes et la descendance des diverses parties des organes ano-génitaux, nous croyons bien faire, même sous risque de nous répéter, en présentant, sous une autre forme, l'histoire des parties qui forment primitivement le cloaque. En prenant comme point de départ la constitution de l'extrémité inférieure de l'embryon dessinée sur les fig. 1 et 22, nous voyons que toute la portion de l'éminence cloacale située entre le conduit cloacal (*cc*) et la dépression sous-caudale deviendra d'abord la paroi postérieure ou dorsale du segment terminal du tube digestif, puis le repli post-anal (*rap*). La portion de l'éminence cloacale située en avant du conduit cloacal donnera naissance au tubercule génital (*tg*) des deux sexes. Quant aux parties latérales (*rcl*) de l'éminence cloacale (lames ou replis cloacaux), elles constituent d'abord la limite latérale du cloaque et de son conduit; puis, chacune poussant une crête mésodermique longitudinale dans la cavité du cloaque et de son conduit, elles forment les plis latéraux du cloaque (*pmcl*). Ceux-ci, en se rapprochant et en se fusionnant dans l'axe même du cloaque et de son conduit, constituent la cloison uréthro-rectale (*ure*). Ceci se passe depuis l'abouchement de l'allantoïde jusqu'à l'orifice du rectum et se traduit par la séparation complète du canal uro-génital d'avec le tube digestif.

Puis, en se soudant, ils déterminent la production de la paroi antérieure de la dépression anale et du rudiment périnéal : c'est le *repli préanal* (*raa.*)

Alors il existe un pont de séparation entre l'orifice du canal uro-génital et l'ouverture du rectum. Le tubercule génital est nettement

délimité de la région ano-périnéale, de même que le reste du sillon cloacal est devenu sillon génital (*sg*). Le mouvement de réflexion et le phénomène de soudure se continuent dans les lames latérales du tubercule génital (replis génitaux, *rg*) : c'est ainsi que prennent naissance le canal de l'urèthre et le plancher bulbo-scrotal et pénien dans le sexe masculin. Après l'établissement du périnée ano-vulvaire dans le sexe féminin, les replis génitaux gardent ici leur forme plus ou moins embryonnaire pendant toute la vie.

Explications des planches V, VI et VII.

a, anus;
ca, corps caverneux;
cau, région caudale;
cc, conduit cloacal;
cp, corps spongieux;
ccp, cavité pleuro-péritonéale;
cl, cloaque;
cli, clitoris;
co, colonnes de Morgagni;
cw, canal de Wolff;
da, dépression anale;
ds, dépression sous-caudale;
ecl, éminence cloacale;
et, étranglement entre le bourrelet anal et le périnée;
fc, feuillet fibro-cutané;
fi, feuillet fibro-intestinal;
fs, fossette entre anus et périnée;
i, intestin;
ip, intestin postanal;
lu, lame uro-génitale;
m, moelle épinière;
mr, muscles rétracteurs;
n, nerfs;
ny, nymphes;
p, périnée;
pal, pédicule de l'allantoïde;
pe, pénis;
pmcl, plis latéraux du cloaque;
pr, prévertèbres;
r, rectum;
raa, repli préanal;
rag, replis ano-génitaux;
rap, repli postanal;
rcl, lames ou replis cloacaux;
rd, segment dorsal du cloaque;
rg, repli génital;
rp, raphé périnéal;
rv, segment ventral du cloaque;
s, sillon superficiel entre grande et petite lèvre;
se, sillon qui sépare la grande lèvre du membre inférieur;
scl, sillon cloacal;
sg, sillon génital;
sphe, sphincter externe;
sphi, sphincter interne;
su, sinus uro-génital;
ta, tubercules anaux;
tg, tubercule génital;
tm, tunique musculaire lisse;
v, vaisseaux;
ve, vertèbres;
vd, vaisseaux dorsaux du pénis;
ur, canal de l'urèthre;
ure, repli cloacal moyen ou cloison uréthro-rectale.

Fig. 1. — Section sagittale et médiane de l'extrémité inférieure d'un embryon de porc long de 1 cm. 40/1.
Fig. 2. — Section transversale selon la flèche 2 de la fig. 1 d'un embryon de porc de 8 mm. 50/1.
Fig. 3. — Même section passant plus haut.
Fig. 4. — Section transversale d'un embryon de porc de 1 centimètre de long, selon la flèche 4 (fig. 1, 40/1).
Fig. 5. — Section semblable selon la flèche 5.
Fig. 6. — — — 6.
Fig. 7. — — — 7.
Fig. 8. — — — 8.
Fig. 9. — — — 9.
Fig. 10. — — — 10.
Fig. 11. — Région cloacale plus grossie d'un embryon de porc de 1 centimètre d'une autre série, mais correspondant à la coupe 7 de la fig. 7.
Fig. 12. — *Id.* correspondant à la fig. 8.

Fig. 13. — Section de la même série passant par l'endroit où l'épithélium d'un repli latéral est accolé à son congénère.

Fig. 14. — Coupe plus haut que 13, où le mésoderme d'un repli latéral passe dans son congénère.

Fig. 15 et 16. — Sections supérieures à 14, passant par la cloison uréthro-rectale (*ure*) et la cavité pleuro-péritonéale (*ccp*).

Fig. 17, 18, 19, 20. — Sections transversales de l'extrémité inférieure d'un embryon de lapin, long de 8 millimètres (12e jour de la vie intra-utérine), correspondant aux fig. 4, 5, 6, 7, 9 de l'embryon de porc.

Fig. 21. — Coupe sagittale et médiane d'un embryon de l'extrémité inférieure d'un lapin de 10 millimètres (13e jour de la vie intra-utérine). 40/1.

Fig. 22. — Section sagittale et médiane de l'extrémité inférieure d'un embryon de lapin long de 11 millimètres (14e jour). 35/1.

Fig. 23, 24, 25, 26, 27. — Sections transversales en série du lapin du 14e jour selon les flèches 23, 24, 25, 26, 27 [1]. X = étranglement de l'épithélium par les replis latéraux.

Fig. 28. — Section sagittale et médiane de l'extrémité inférieure d'un lapin du 15e jour de la vie intra-utérine (long de 13 millimètres). 26/1.

Fig. 29, 30, 31, 32, 33. Coupes transversales en série d'un lapin du même âge selon les flèches de la figure 28.

Fig. 34. — Section sagittale et médiane d'un embryon de porc long de 1 cm. 8. 26/1.

Fig. 35, 36, 37, 38. — Coupes transversales d'un embryon de mouton de 1 cm. 5 selon les traits portant les mêmes chiffres que ceux de la fig. 34.

Fig. 39, 40, 41, 42. — Coupes transversales d'un embryon de mouton long de 1 cm. 8 selon les traits portant les mêmes chiffres que ceux de la fig. 34.

Fig. 43. — Vue de face de la région ano-génitale d'un embryon de lapin de 16 jours (long de 16 millimètres). La queue (*cau*) a été sectionnée à la base, et sur les côtés on voit les extrémités postérieures.

Fig. 44. — Section longitudinale de l'extrémité inférieure d'un embryon de porc long de 2 cm. 5. La coupe passe obliquement par le tubercule génital, de sorte qu'on ne voit que la partie supéreure du canal uro-génital (*ur*).

Fig. 45. — Section transversale de la région ano-génitale d'un mouton long de 2 cm. 8, au niveau de la dépression et des replis anaux.

Fig. 46. — Section semblable, mais à un niveau supérieur du même embryon que fig. 45.

Fig. 47. — Section transversale d'un embryon de mouton femelle long de 4 centimètres, passant par les organes génitaux externes; *cli*, bout du clitoris.

Fig. 48. — Section sagittale et médiane de l'extrémité inférieure d'un embryon de lapin long de 16 millimètres (16e jour).

Fig. 49, 50, 51, 52, 53, 54. — Sections transversales en série sur un lapin du même âge que fig. 48 et correspondant chacune au chiffre indiqué par les traits de la fig. 48.

Fig. 55, 56, 57, 58, 59, 60. — Sections transversales semblables aux précédentes sur un embryon de porc long de 3 centimètres.

Fig. 61. — Vue de face de la région ano-périnéale d'un fœtus de mouton long de 7 centimètres.

Fig. 62. — Vue de face de la région ano-génitale d'un fœtus de mouton long de 15 centimètres.

Fig. 63. — Vue de face des organes ano-génitaux d'un fœtus de lapin long de 3 cm. 5.

Fig. 64. — Coupe transversale de la région ano-périnéale d'un fœtus de lapin long de 3 cm. 5

Fig. 65. — Coupe semblable sur un fœtus de lièvre long de 5 centimètres.

Fig. 66. — Même section à un niveau supérieur.

Fig. 67. — Coupe transversale de la région anale sur un fœtus humain long de 9 centimètres du vertex au coccyx et de 13 cm. du vertex au talon (milieu du 4e mois lunaire).

Fig. 68. — Même section de la même région sur le même embryon à un niveau supérieur.

Fig. 69. — Section longitudinale du segment terminal du tube digestif d'un embryon de mouton long de 2 cm. 8.

Fig. 70. — Section longitudinale du segment terminal du tube digestif d'un fœtus de porc long de 5 centimètres.

Fig. 71. — Même section sur un fœtus de lapin long de 3 cm. 5.

Fig. 72. — Même section sur un fœtus de lièvre long de 5 centimètres.

Fig. 73. — Même section sur un lapin à terme.

1. A la suite d'une erreur, les traits 26, 27, etc., ont été trop inclinés à droite et en bas; il est facile de redresser cette erreur, en supposant que les traits passent à gauche dans la partie antérieure de la dépression sous-caudale.

CONTRIBUTION

A LA

PATHOLOGIE DE L'EMBRYON HUMAIN

Par C. PHISALIX
Aide-naturaliste au Muséum d'histoire naturelle.

(*Planche VIII*)

La pathologie embryonnaire de l'homme est encore entourée d'une grande obscurité. Jusqu'ici, on s'est attaché surtout à étudier des embryons normaux. Or ceux-ci sont très rares : si l'on excepte les cas où l'avortement est dû à une cause mécanique, ou à une intoxication, on peut presque affirmer que tous les embryons ont subi une influence pathologique. Malgré cela, au point de vue purement anatomique, beaucoup peuvent présenter des caractères absolument normaux. Il suffit, pour qu'il en soit ainsi, que les enveloppes de l'œuf soient atteintes en premier lieu à un tel point que celui-ci se détache et se soit expulsé avant que l'embryon ait éprouvé des modifications sensibles dans sa constitution.

Si, au contraire, l'embryon est atteint par le processus pathologique avant l'expulsion de l'œuf, il est partiellement ou complètement troublé dans son évolution et les lésions produites seront partielles comme dans le cas qui nous occupe, ou complètes comme, par exemple, dans les formes dites atrophiques.

Inversement, les troubles de nutrition peuvent agir sur l'embryon sans que les enveloppes paraissent malades. La lésion est quelquefois nettement localisée et n'entraîne pas la mort du produit, ce qui explique la fréquence des fœtus à terme atteints de monstruosités.

Il serait difficile, dans l'état actuel de la science, de faire une classification rationnelle des embryons pathologiques ; ce but ne pourra être atteint que quand on sera mieux renseigné sur la nature

et les causes véritables des lésions. Pour faire une étude d'ensemble, il faudrait avoir une collection aussi complète que possible d'embryons pathologiques; la chose n'est pas facile; en attendant, je crois utile de publier séparément chaque cas particulier, et c'est pourquoi je commence par la description d'un embryon dont les lésions primitives ne sont pas encore masquées complètement par les dégénérescences secondaires consécutives à la mort du produit.

Le plus souvent, en effet, les embryons séjournent dans l'utérus pendant un certain temps après la mort, l'œuf continuant encore à vivre un certain temps. Les observations récentes de M. Giacomini[1] se rapportent à des embryons de cette catégorie; elles n'en sont pas moins très intéressantes.

Dans l'embryon que je vais décrire, le processus dégénératif n'est encore qu'au début; les organes sont très distincts et il ne semble pas y avoir eu de modifications sensibles dans leur disposition et leurs rapports.

L'embryon qui fait l'objet de ce mémoire m'a été remis le 2 décembre 1886 par M. le Dr Bouton : il provenait d'un avortement survenu chez une femme mariée âgée de trente ans environ. Cette femme, bien portante, de bonne constitution, de tempérament nerveux, a déjà eu 4 accidents semblables dans les mêmes conditions et à peu près à la même époque relativement à la conception, c'est-à-dire 6 semaines, environ, après les dernières règles. Une hémorragie assez abondante a accompagné cette dernière fausse couche et a nécessité l'intervention du Dr Bouton, à l'obligeance duquel nous devons les renseignements précédents.

L'œuf avait été conservé pendant 24 heures, dans de l'eau-de-vie ordinaire; il a été ensuite durci par l'alcool d'une manière graduelle.

Diamètre longitudinal = 16 millimètres;

— transversal = 13 millimètres.

Les villosités choriales existent sur toute la surface, sauf en un point très limité.

A l'ouverture de l'œuf, il sort quelques flocons opalins; un treillis de filaments fibrineux enveloppe l'embryon. Après l'avoir dégagé, on trouve celui-ci entouré d'une membrane mince qui en masque un peu les contours : c'est l'amnios, presque directement appliqué sur le corps. Des filaments résistants restent attachés à sa face

1. *Arch. italiennes de biologie*, 1888.

externe. La tête repose sur la vésicule ombilicale par sa face gauche comme sur un coussin, et y marque son empreinte par une dépression assez profonde. L'amnios adhère à la vésicule par quelques filaments que l'on enlève assez facilement.

Amnios. — C'est une membrane mince, granuleuse, sur la face interne de laquelle on trouve une couche de cellules aplaties, à noyaux arrondis peu saillants.

Il est appliqué directement sur l'embryon, il est flasque et n'est distendu par aucun liquide. En l'ouvrant on ne trouve ni flocons fibrineux, ni débris quelconque. A sa surface externe, on trouve des filaments résistants qui s'étendaient entre lui et le chorion.

Après qu'on a enlevé l'amnios, l'embryon apparaît très nettement. Dans son plus grand diamètre, il mesure 4 millimètres 5. Il est tordu sur son axe comme un tire-bouchon : la tête est inclinée à droite, tandis que la queue remonte à gauche de l'autre côté de la vésicule ombilicale. La tête semble un peu atrophiée; elle s'appuie sur le cœur sans ligne de démarcation bien nette du côté droit; les vésicules cérébrales ne sont pas indiquées; c'est à peine si une légère proéminence indique la vésicule optique. Les arcs branchiaux sont très distincts et au nombre de 3.

A droite, le ventricule et le bulbe aortique font une saillie très prononcée.

Les mamelons des membres sont encore adhérents par une large base.

Après coloration au carmin de Grenacher, cet embryon a été enrobé dans la paraffine et débité en coupes minces de 1 centième de millimètre. On a obtenu ainsi un nombre total de 308 coupes, dont un grand nombre ont été dessinées au grossissement de 17 diamètres. L'anatomie des appareils a été rétablie d'après le système connu des cotes et des ordonnées. Certains organes, le cœur avec les vaisseaux afférents, le pharynx, ont été l'objet d'une reconstruction plastique.

Ectoderme. — Il ne forme pas une couche distincte comme dans les embryons intègres. C'est à peine s'il est indiqué, çà et là, par quelques noyaux plus colorés; il semble complètement dégénéré et tombé.

Les myomères (*mm*, fig. 1) sont très distincts et on peut facile-

ment en compter 32. Les deux premiers ne sont pas encore nettement séparés l'un de l'autre.

Les sept suivants sont larges, quadrilatères, légèrement convexes par leur bord supérieur et concaves par leur bord inférieur. Le dixième, situé au niveau de l'extrémité inférieure du membre supérieur, est plus petit, rectangulaire ; il envoie par son bord antérieur un petit prolongement en haut et en avant. Les six suivants ont à peu près la même disposition, puis ils redeviennent rectangulaires. Au niveau du membre inférieur, ils deviennent de plus en plus petits. Comme on le voit, il y a un commencement de différenciation en régions.

Sur les coupes longitudinales, les myomères apparaissent comme des segments ovoïdes dont la partie externe est encore cellulaire, tandis que la portion interne commence à se différencier en fibres (*V*, fig. 31) et apparait comme un espace plus clair.

Entre la région des myomères et la moelle, s'étend une bande cellulaire compacte qui se renfle entre chaque myomère et vient en contact avec l'ectoderme du côté dorsal. C'est dans cette bande que se différencient les protovertèbres. Les cellules de la plaque musculaire ont un noyau arrondi, réfringent et fortement coloré par le carmin; les prolongements protoplasmiques sont granuleux et peu distincts; elles se transforment en fibres de la façon suivante : le noyau devient granuleux, pâle, peu réfringent et clair, tandis que le protoplasma se change en une substance hyaline très réfringente. Le noyau est arrondi, assez volumineux et fait saillie de telle sorte que, vu de profil, il déborde la substance contractile et ressemble aux cellules épithélio-musculaires. Les prolongements de la fibre-cellule s'allongent et vont s'attacher aux renflements des protovertèbres. Ces cellules, quoique orientées dans le sens de la longueur, n'ont pas encore l'arrangement régulier qu'elles auront plus tard.

Le ventre est encore largement ouvert; le cœlome se continue autour de la vésicule ombilicale pour former le cœlome externe. La vésicule ombilicale se continue avec l'intestin par un pédoncule étroit, elle est ovoïde et distendue régulièrement, ses parois sont parsemées de petites taches blanchâtres, arrondies. Le cordon ombilical lui est accolé sur le côté gauche, il est très court et se recourbe immédiatement pour s'insérer dans le chorion.

Système nerveux. — La moelle épinière, le cerveau, sont absolu-

ment méconnaissables. Le canal médullaire n'existe plus; c'est à peine si l'on en trouve un vestige en quelques points.

L'épithélium nerveux est fortement coloré; les noyaux très réfringents sont toujours anguleux. Il est disposé très irrégulièrement et se plisse de telle sorte qu'il remplit toute la cavité du canal.

Dans l'intervalle des replis, on trouve une substance blanche, granuleuse, amorphe. Il semble que le tube nerveux s'est développé dans un espace trop étroit, ce qui a nécessité la formation de replis de la substance nerveuse et l'obstruction du canal central.

Du côté du cerveau, malgré l'absence des cavités vésiculaires, on reconnaît assez bien les limites de la vésicule antérieure avec les pédoncules optiques et l'hypophyse (*hy*, fig. 2). Elle est fortement recourbée comme à l'état normal et dans l'angle ainsi formé s'avance le prolongement hypophysaire de l'intestin. Elle est séparée de ce qui représente la vésicule moyenne par un étranglement très marqué. Il n'existe encore aucun vestige des hémisphères.

Les ganglions des nerfs craniens, si toutefois ils étaient déjà formés, ne sont pas reconnaissables; il en est de même des ganglions rachidiens.

Au-dessus du deuxième arc branchial, on voit une masse cellulaire ovoïde qu'on pourrait prendre au premier abord pour le ganglion acoustico-facial, mais qui est très probablement la vésicule auditive dont les parois se sont désagrégées (*ot*, fig. 2 et 196).

Chorde dorsale. — Elle est encore reliée par ses deux extrémités au tube digestif dont elle provient. En haut, sa cavité communique nettement avec la cavité buccale, et en bas elle se termine dans l'angle de réunion de l'intestin post-anal avec la moelle; à ce niveau, ses cellules se mélangent à celles de l'endoderme (*ch*, fig. 2).

En haut, elle se renfle un peu et se termine en pointe libre au-devant de l'hypophyse.

Intimement accolée à la paroi pharyngo-buccale, elle s'en sépare à la hauteur de la courbure cervicale pour se rapprocher de la moelle. Là, elle est située à mi-distance entre la paroi antérieure du tube nerveux et l'aorte, et suit ainsi une courbure régulière jusqu'à l'extrémité caudale.

Sur une coupe transversale, elle se compose d'une cavité arrondie, limitée par une paroi propre, au milieu de laquelle on trouve un amas de six à douze cellules fortement colorées par le carmin.

APPAREIL DIGESTIF

Dans son ensemble l'appareil digestif offre une disposition absolument semblable à celle des embryons de cet âge. La courbure générale est parallèle à la courbure dorsale de l'embryon avec une légère dépression au point d'attache de la vésicule ombilicale. Sauf en quelques points, où les cellules épithéliales sont tombées et ont obstrué la cavité, la lumière du canal est libre dans toute sa longueur.

La bouche n'est pas encore complètement ouverte. La communication avec l'extérieur existe par une fente médiane située entre les extrémités des maxillaires inférieurs et par deux fentes latérales entre les maxillaires inférieurs et la tête. Ailleurs, le cul-de-sac est encore fermé et se prolonge par un cæcum qui se dédouble à la rencontre de l'hypophyse.

Du côté droit, la région frontale se prolonge par un bourgeon qui recouvre le maxillaire inférieur et le repousse à gauche, d'où il résulte une asymétrie assez prononcée (fig. 214).

La fente buccale médiane (*B*, fig. 214) se continue en arrière par un sillon d'abord étroit et profond et qui s'élargit insensiblement en une large gouttière.

Au niveau de la première fente branchiale cette gouttière vient butter contre une saillie médiane qui n'est autre que l'origine de la langue (*l*, fig. 297).

L'invagination épithéliale qui, d'après M. Fol, donne naissance à la glande thyroïde dans l'angle formé par la gouttière avec l'éminence, n'est pas encore développée ici.

La saillie linguale d'abord libre et proéminente dans la cavité buccale s'enfonce de plus en plus dans le plancher buccal. Au bout de cinq ou six coupes, elle ne le dépasse plus, mais elle est nettement limitée par deux profonds sillons qui, en arrière de l'organe, se réunissent en une gouttière médiane assez profonde. Cette deuxième portion surbaissée de la langue ne s'étend pas sur plus de cinq à six coupes, d'où il résulte que la longueur totale de l'organe est d'environ un dixième de millimètre.

La gouttière profonde qui fait suite à la langue, rétrécie à l'entrée s'élargit un peu vers le fond, ce qui, sur les coupes, lui donne une forme de massue. Elle repose sur l'angle de bifurcation de l'aorte

au point où celle-ci se divise pour former le troisième arc aortique.

Puis brusquement cette gouttière s'élargit et se continue de chaque côté par une vaste poche qui est la quatrième poche branchiale (4 *f*, fig. 142).

Comme on le voit, le plancher bucco-pharyngien est assez accidenté et contribue à donner à la cavité une forme très irrégulière. La voûte est beaucoup plus régulière, c'est une gouttière demicylindrique d'abord très large, qui se rétrécit brusquement au niveau de la 4e poche branchiale. Les parois latérales offrent une succession de dilatations et de resserrements en rapport avec la formation des poches branchiales. Ces poches sont au nombre de 4. Quoique très irrégulières et anfractueuses, elles n'offrent pas encore les sinuosités qu'elles auront plus tard; elles sont largement ouvertes dans la cavité pharyngienne. En plusieurs points, l'épithélium s'est détaché de la paroi et forme de petits amas cellulaires, ce qui enlève de la netteté aux contours; il serait difficile de se prononcer sur la question de leur ouverture au dehors. Cependant, il m'a paru qu'il y avait simplement soudure avec l'ectoderme. Les deux premières poches sont largement ouvertes dans le pharynx, la 3e et la 4e ont orifice plus étroit. Les 3 premières prennent naissance à mi-hauteur de la cavité pharyngienne, tandis que la dernière est beaucoup plus basse. A son niveau la coupe du pharynx est un triangle dont la base repose sur la cavité péricardique, et les deux angles de la base se prolongent latéralement par la 4e poche branchiale, (4 *f*, fig. 142). Les fentes branchiales sont limitées par les arcs : la 1re fente par le 1er arc, ou arc mandibulaire, en avant (*m*, fig. 1); les 2e, 3e et 4e fentes limitées en avant par les 1er, 2e et 3e arcs branchiaux (2 et 3, fig. 1).

Au-dessous de la 4e poche branchiale, le pharynx se rétrécit beaucoup, mais bientôt sa paroi antérieure se déprime en une gouttière étroite. C'est à ce niveau que commence l'œsophage. La gouttière de la paroi antérieure se termine en bas par deux culs-de-sac latéraux à parois très épaisses. C'est le rudiment des poumons. Ces deux bourgeons primitifs soulèvent le mésoderne et forment de chaque côté deux mamelons qui proéminent dans la cavité générale (*po*, fig. 98 et 101).

Puis, l'œsophage se rétrécit et se dilate presque aussitôt en une poche légèrement recourbée, qui est l'estomac (*st*, fig. 2 et 98).

A son extrémité inférieure, nouveau rétrécissement, puis vient la

région duodénale avec le rudiment de pancréas en arrière et le canal hépatique en avant (*pa* et *bi*, fig. 2).

Dans toute la portion située entre le conduit hépatique et le canal vitellin, la lumière de l'intestin n'existe qu'à l'état virtuel, car les parois sont aplaties, et les cellules épithéliales dégénérées.

Au-dessous du canal vitellin, l'intestin devient cylindrique et conserve le même calibre jusqu'au point où il se recourbe pour se diriger dans la région caudale. Là, il se dilate en un cloaque semi-lunaire dont l'extrémité caudale se confond avec la moelle et la chorde (*cl*, fig. 2).

Du côté de sa concavité, il se prolonge par l'ouraque (*ou*, fig 2). Immédiatement au-dessous du point d'origine de l'ouraque l'ectoderme invaginé vient se souder à l'entoderme pour former la dépression anale (*an*, fig. 2).

Toute la portion de l'intestin comprise entre le canal vitellin et le cloaque occupe le bord libre du mésentère et est flottante dans la cavité péritonéale. Dans toutes les autres parties, l'intestin est encore fixe.

Au niveau du foie, il est noyé dans la masse du parenchyme.

Au-dessus du foie, il offre un certain degré de mobilité, ce qui permet à l'estomac d'obéir aux tractions mécaniques d'où résultent ses courbures.

L'estomac commence à se différencier d'une façon évidente par la grandeur de sa cavité, et l'épaisseur de ses parois. Il est situé immédiatement au-dessous du rudiment des poumons, entre ceux-ci et la face supérieure du foie. Il est légèrement oblique d'arrière en avant et de haut en bas et présente une légère courbure latérale. Son extrémité inférieure est fixe : elle plonge dans la masse du foie. Sur ses faces latérales pendent de chaque côté deux lobes proéminents détachés du mésentère, à la base desquels les bronches primitives commencent à bourgeonner : c'est là l'ébauche des poumons. A sa partie inférieure l'estomac est placé entre les deux sinus du foie, au point où ceux-ci se détachent du foie et sont absolument libres dans la cavité péritonéale. C'est du reste la position relative qu'il occupe plus tard dans l'embryon de 10 millimètres.

La communication entre la cavité péritonéale et la cavité pleurale se fait précisément au niveau de l'estomac.

Immédiatement en avant de lui, s'opère la soudure de la lame pariétale du mésoderme avec la lame viscérale. C'est au point

précis où les sinus de foie s'avancent à la rencontre des canaux de Cuvier que la réunion s'effectue. C'est là aussi que commence le diaphragme (*D*, fig. 2).

Foie. — Les contours sont bien marqués et on en distingue les limites sur l'embryon entier (*F*, fig. 1). Complètement libre en avant et sur les côtés, il adhère en haut au diaphragne, par une large base. En arrière, il proémine de chaque côté du mésentère par des bords libres cylindriques, occupés par les sinus veineux. Dans son ensemble, l'organe est encore presque complètement symétrique, c'est à peine si le côté droit est un peu plus développé que le gauche; c'est sur le sinus veineux postérieur droit que cette différence est le plus accentuée.

Structure du foie. — L'intestin se prolonge en avant sur la ligne médiane par un large conduit dont les parois épaisses donnent naissance à des trabécules hépatiques. Ce sont des cordons cellulaires pleins anastomosés entre eux et formant un réseau dont les mailles sont occupées par des capillaires sanguins.

Les cellules hépatiques sont déjà très différenciées. Elles sont pressées les unes contre les autres sans limites distinctes. Leur noyau arrondi est vésiculeux, peu réfringent, et renferme de grosses granulations.

A leur origine, les cordons hépatiques présentent un vestige de canalisation; la cavité du canal cholédoque se prolonge en un cul-de-sac très court à la base du cordon cellulaire.

Tout autour de l'organe, il persiste une lame de mésoderme assez épaisse, tandis qu'au centre on ne trouve plus qu'une mince couche endothéliale séparant les capillaires des cordons hépatiques.

Cavité pleuro-péritonéale ou cœlome. — Cette cavité est partagée en deux compartiments droit et gauche par une cloison verticale; une cloison transversale sépare la partie inférieure, cavité péritonéale de la supérieure cavité pleurale. Ces deux dernières communiquent entre elles par un canal étroit situé en arrière au niveau de l'œsophage.

Au-dessous du foie, les deux compartiments de la cavité péritonéale communiquent largement entre eux et se prolongent en avant autour de la véticule ombilicale pour former le cœlome externe.

En bas, ils se terminent en cul-de-sac au niveau de la base du membre inférieur.

Les cavités pleurales communiquent largement entre elles; elles entourent complètement le ventricule et une grande partie de l'oreillette (*V*, fig. 3.)

APPAREIL CIRCULATOIRE

L'ensemble de l'appareil circulatoire ne présente rien d'anormal. Sauf quelques particularités de détail, on retrouve à peu près la même disposition que dans les embryons normaux du même âge. Les vaisseaux sont remplis de globules sanguins et très bien limités sur tout leur parcours, de sorte qu'il a été possible de rétablir très exactement l'anatomie de tout le système, tel qu'il est représenté de profil (fig. 2).

Cœur. — Cet organe fait une saillie très prononcée au-dessous de la tête; on reconnaît ses différentes parties sur l'embryon entier. Il est contourné sur lui-même de telle sorte que l'oreillette se trouve en arrière et à gauche; le ventricule après s'être recourbé en avant remonte à droite et en haut pour se continuer par le bulbe aortique (*V*, fig. 2).

Oreillette. — Elle est encore unique. Cependant, à sa partie antérieure, elle se prolonge par deux diverticulums très courts, séparés par une mince cloison (fig. 180). C'est à la pression exercée par le bulbe qu'est due cette première ébauche de cloisonnement. En arrière elle vient se souder au mésoderme qui enveloppe le rudiment des poumons. Ce mésoderme forme en avant du tube digestif une cloison qui occupe toute la hauteur du péricarde, cloison dont le bord antérieur est libre (fig. 3, *pp*). Elle est fortement déjetée vers la gauche par l'oreillette, qui s'est considérablement développée à droite. Il en résulte que le canal de Cuvier gauche, pour se jeter dans l'oreillette, a un trajet plus long à effectuer, ce qui entraîne un défaut de symétrie et la disposition particulière de ce canal.

L'oreillette est séparée du sinus de Cuvier par un étranglement assez marqué.

Le sinus de Cuvier adhère au diaphragme par une large base. Il reçoit le canal de Cuvier et la veine ombilicale droits. Le canal de Cuvier gauche y pénètre par la face postérieure et à gauche. On sait qu'à un stade plus avancé, l'oreillette se divise en deux portions, une droite et une gauche, séparées par un étranglement. Or, cet étranglement reconnaît pour cause la présence de la cloison verticale

dont nous avons parlé plus haut. Cette cloison en arrière, le bulbe aortique en avant et en haut, tels sont les deux facteurs qui produisent la séparation des oreillettes. Il suffit de jeter un coup d'œil sur les coupes des embryons décrits par M. Fol [1] et par moi [2] pour se rendre compte de la justesse de cette interprétation.

L'oreillette communique en avant avec le ventricule par un canal assez étroit à parois épaisses. C'est une fente limitée à droite et à gauche par des bourrelets saillants constitués par un tissu lâche, d'aspect muqueux. Ce canal auriculo-ventriculaire (*au*, *v*, fig. 180) est situé du côté gauche : il n'est pas encore nettement distinct comme aux stades ultérieurs.

Il est à remarquer que c'est le diverticulum antérieur gauche de l'oreillette qui communique avec le ventricule, tandis que dans l'embryon de 5 mm. 6 décrit par M. Fol, c'est au contraire le diverticulum droit. Les dimensions relatives de ces deux culs-de sac son aussi inverses dans les deux embryons.

Structure de l'oreillette. — Elle diffère un peu en avant et en arrière. Presque dans toute la portion qui surmonte le sinus de Cuvier et qui le dépasse en arrière, la paroi musculaire n'existe pas, ou est encore très réduite; tandis que dans toute la partie antérieure elle est nettement individualisée.

Elle se compose de deux plans cellulaires séparés par une couche fibrillaire. Celle-ci est constituée par les prolongements des cellules dont les noyaux arrondis sont orientés à droite et à gauche, de sorte que, sur une coupe transversale, ils sont rangés comme des grains le long de l'axe. Ils sont très serrés les uns contre les autres et semblent ne tenir que par un pédicule, mais en réalité la plupart des cellules sont fusiformes ou à prolongements multiples. La partie fondamentale de la cellule avec ses prolongements contribue à former le plan fibrillaire, le noyau seul faisant saillie en dehors.

Au niveau du canal auriculo-ventriculaire, cette couche cellulaire se continue avec celle du ventricule.

La couche endothéliale est appliquée contre la paroi musculaire, dont elle suit les inflexions; elle lui est rattachée par quelques tractus très rares.

Les noyaux de l'endothélium reposent sur une membrane con-

1. *Rec. Zool. suisse*, t. I.
2. *Arch. de Zool. expérimentale*, 2e s., t. VI.

tinue et font saillie dans la cavité de l'oreillette. Il ne semble pas y avoir d'altération.

Ventricule. — Il communique avec l'oreillette par un canal étroit limité par des bourrelets épais. Il prend naissance du côté gauche et se dirige en avant et à droite; il décrit une courbe en anneau dont la convexité est tournée en avant, puis il se continue à droite par un conduit charnu qui remonte en décrivant une courbe en S pour arriver sur la ligne médiane.

Dans son ensemble, il décrit un véritable tour de spire (fig. 2). Il y a déjà un commencement de séparation par une cloison incomplète qui divise la cavité en un ventricule droit, qui est le plus grand; et un ventricule gauche plus étroit, qui se prolonge en arrière et en avant dans l'épaisseur de la paroi gauche.

Structure. — La paroi du ventricule est assez épaisse grâce à la présence d'une couche musculaire très développée. Celle-ci est formée de cellules multipolaires à prolongements anastomosés, limitant des aréoles plus ou moins grandes, qui communiquent par places avec la cavité et sont remplies de globules sanguins. Les prolongements des cellules sont hyalins réfringents, mais ne présentent pas encore de striation. Les noyaux sont plus nombreux et plus serrés vers la périphérie.

La couche endothéliale est directement appliquée contre la couche musculaire.

Bulbe aortique. — Il fait directement suite au ventricule et décrit une courbure en S dirigée en sens inverse, de sorte que, dans leur ensemble, le ventricule et le bulbe décrivent un 8 de chiffre ouvert en haut.

La structure est un peu différente de celle du ventricule. La couche musculaire est constituée de la même façon, mais entre elle et la couche endothéliale existe un espace clair considérable. C'est un tissu d'aspect muqueux dans lequel des trabécules protoplasmiques reliés en réseau vont de la couche endothéliale à la couche musculaire. De rares noyaux sont disséminés çà et là, sur les trabécules. La lumière du bulbe est relativement à l'épaisseur de la paroi réduite à un diamètre assez faible (fig. 196 et 208).

Après avoir pénétré dans la paroi du cou sur la ligne médiane le bulbe aortique se jette dans un sinus d'où partent les arcs aortiques (fig. 180).

Il n'y a qu'un seul arc aortique bien constitué. D'après la disposition des fentes branchiales, c'est le 3e arc qui est représenté (fig. 3, *a*, et fig. 2). Le 2e arc est en voie de disparition; le 1er n'est plus représenté que par l'artère maxillaire (*am*, fig. 208). Quant au 4e arc, il est encore à l'état d'ébauche.

Aorte. — Les deux arcs aortiques, un de chaque côté, cheminent parallèlement sur les faces latérales du pharynx, puis à son côté dorsal et descendent le long de l'œsophage pour gagner le dos. Ils se rapprochent de plus en plus et se réunissent en un seul tronc à la hauteur du bord supérieur du foie. Une cloison à jour les sépare encore pendant quelques millimètres.

Dans toute la région dorsale, l'aorte unique (*ao*, fig. 2) ainsi constituée est un vaisseau ovoïde à grand diamètre antéro-postérieur. Au niveau de la base du membre inférieur, il se divise de nouveau en deux conduits qui se recourbent en avant, accompagnant de chaque côté le canal ombilical dans le chorion. Ce sont les artères ombilicales (*au*, fig. 2).

Au-dessous du foie, l'aorte fournit deux branches médianes qui se dirigent en avant dans l'épaisseur du mésentère. Ces deux branches s'anastomosent en un arc de la convexité duquel partent de petits rameaux pour le foie et l'intestin. Un de ces rameaux représente sans doute l'artère vitelline atrophiée, car on ne trouve pas d'autre trace de cette dernière.

.Dans la région caudale, l'aorte donne de chaque côté deux branches terminales : une artère ombilicale qui se recourbe à angle droit, croise le cloaque et vient se placer à côté de l'ouraque pour l'accompagner dans le cordon (*au*, fig. 2, 142 et 180); et une artère caudale qui prolonge la direction primitive de l'aorte et se termine après un très court trajet.

SYSTÈME VEINEUX

Veines ombilicales. — Le sang qui revient du chorion pénètre dans le corps par une grosse branche qui se divise en deux rameaux immédiatement en avant du canal et des artères ombilicales (*vu*, fig. 3).

Chacun d'eux se dirige latéralement dans les parois du corps et là se divise de nouveau (*vu*, fig. 180).

Il se forme là un petit réseau veineux, qui reçoit quelques vei-

nules de la région caudale et des parois latérales. Puis de là une veine terminale remonte dans les flancs jusqu'au niveau du sinus de Cuvier. On sait qu'à une époque plus avancée, les veines ombilicales se jettent dans un sinus à la face inférieure du foie. Voici par quel mécanisme le phénomène se produit :

Au niveau du réseau veineux signalé ci-dessus la paroi abdominale s'épaissit tellement qu'elle proémine dans la cavité péritonéale; il s'est formé comme un bourrelet variqueux qui vient s'accoler à l'intestin et à la face inférieure du foie (*vu*, fig. 127, et fig. A).

De son côté la veine vitello-intestinale envoie un prolongement en cul-de-sac du côté du bourrelet veineux, et la communication entre les veines ombilicales et la veine vitello-intestinale s'opère ainsi par fusion à la face inférieure du foie. Dans notre embryon, cette soudure est sur le point de se faire à droite (voy. fig. 127); à gauche, le bourrelet variqueux est moins développé et est situé sur un plan plus postérieur.

Si l'on considère que la veine ombilicale pour se jeter dans le sinus de Cuvier passe au niveau de la face latérale du foie (fig. 122 et 127) et que cet organe se développe activement au point de soulever la paroi du corps, on est tenté de croire que l'oblitération de la veine se fait d'une manière mécanique, et qu'il y a réellement formation d'un réseau variqueux par obstacle à la circulation veineuse.

Il est probable que ce mécanisme joue un certain rôle dans d'autres modifications de la circulation embryonnaire.

Que conclure de ce qui précède? C'est que, chez mon embryon, le système veineux ne paraît pas avoir été influencé par le processus pathologique dont les effets se sont manifestés surtout sur les centres nerveux. Le système veineux peut être considéré comme normal, ou au moins comme aussi normal que celui des embryons décrits par mes habiles devanciers MM. His et Fol.

Il est probable que des modifications se produisent très rapidement dans la circulation veineuse, et pour résoudre définitivement la question il faudrait un nombre beaucoup plus considérable de faits bien observés.

Veines vitello-intestinales. — Les petites ramifications veineuses des parois du vitellus se réunissent en un gros tronc unique situé au bord supérieur du pédoncule. Cependant sur tout son parcours, il est séparé en deux parties droite et gauche par un étran-

glement qui, en raison de sa position constante et des cloisons qui en partent par intervalles très irréguliers, est très probablement le vestige de la dualité primitive des veines vitellines (voy. fig. 3, 122 et 142). Arrivé à la face inférieure du foie, il s'y attache par un repli médian, et un peu avant de pénétrer dans l'organe il se divise en deux branches droite et gauche. Celle-ci se perd presque immédiatement en se confondant avec les lacunes sanguines du foie. L'autre au contraire, quoique en communication avec ces mêmes lacunes, conserve son indépendance et se continue en arrière dans l'épaisseur de l'organe, pour se jeter dans un énorme sinus qui occupe toute la hauteur du bord dorsal du foie.

Sinus veineux du foie. — Il existe ainsi deux sinus symétriquement placés de chaque côté de l'intestin communiquant en haut avec l'oreillette, en avant avec les lacunes du foie. En arrière et sur les côtés ils forment un bourrelet cylindrique proéminant dans la cavité péritonéale. En haut ils envoient un prolongement complètement isolé du mésentère et libre dans la cavité péritonéale (voir fig. 3, 98, 101, *shd* et *shs*). Le sinus gauche est beaucoup moins volumineux que le droit. Celui-ci, à l'union de son tiers inférieur avec les deux tiers supérieurs, communique avec un diverticulum qui remonte parallèlement à lui le long de l'intestin (voir fig. 98 et 101, *x*). Ces sinus s'ouvrent en haut dans les canaux de Cuvier presque au niveau de leur embouchure dans le vestibule de l'oreillette.

Veines jugulaires. — Elles naissent par des capillaires un peu en avant de cette masse cellulaire qui représente l'otocyste. Leur tronc accompagne les arcs aortiques à leur côté dorsal, puis les croise obliquement pour descendre verticalement dans le cou. Là elles se réunissent aux veines cardinales pour constituer les canaux de Cuvier (voir fig. 3, 101, etc.).

Veines cardinales. — Elles n'existent à proprement parler que par leur partie terminale. On trouve bien, il est vrai, dans toute la longueur des bourrelets de Wolf, des lacunes sanguines disséminées, remplies de globules sanguins nouvellement formés, mais il n'y a pas encore canalisation (*vca*, fig. 3 et 81).

Canaux de Cuvier. — Ils descendent obliquement en avant dans les parois latérales du cou et, arrivés à la partie inférieure de l'oreillette, ils pénètrent dans le vestibule. Leur disposition varie un

peu à droite et à gauche. Le canal de droite (*dcd*, fig. 3 et 127) se jette immédiatement dans l'oreillette qui s'incline de ce côté, tandis que celui de gauche se recourbe, passe sous l'oreillette pour venir déboucher à droite dans le sinus de Cuvier (*dcs*, fig. 3, 127 et 142).

Dans cette deuxième portion qui est transversale, le canal gauche

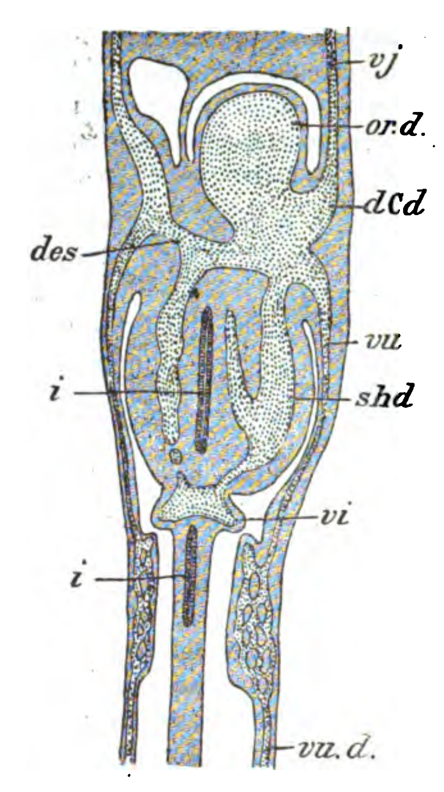


Fig. A. — *Coupe frontale d'un embryon humain de 4mm,5 passant par l'oreillette et les veines ombilicales, vue par sa face postérieure. vu.d*, veine ombilicale droite; *vi*, veine vitelline; *vj*, veine jugulaire; *or.d*, oreillette droite; *dCd*, canal de Cuvier droit; *des*, canal de Cuvier gauche; *shd*, sinus hépatique droit; *i*, *i*, intestin.

est largement attaché au diaphragme au-dessus duquel il proémine dans la cavité péricardique. On sait que, plus tard, il se pédiculise de plus en plus, au point de devenir complètement libre et flottant dans cette cavité; c'est ce qui a lieu dans l'embryon de 10 millimètres. Il est vrai qu'en même temps, il a perdu toute communication avec le sinus gauche du foie, communication encore très largement ouverte chez le présent embryon (fig. 122).

J'ai décrit chez l'embryon de 10 millimètres une disposition particulière de ce sinus gauche au niveau de son embouchure ; il s'agit d'un cul-de-sac qui donne naissance à la veine coronaire. Ici, ce cul-de-sac est déjà assez prononcé pour qu'on l'aperçoive sur le profil droit de l'embryon comme dans l'embryon de 10 millimètres. (Voir fig. 2 et 3, *dc s.*)

Ajoutons que le canal de Cuvier gauche se trouve sur un plan un peu plus antérieur que celui de droite.

La figure A donne une idée très juste des rapports des troncs veineux au moment de leur embouchure dans l'oreillette.

Les canaux de Cuvier se distinguent par la grande épaisseur de leur paroi qui est formée par des cellules à prolongements anastomosés en réseau.

Si l'on compare la description précédente du système veineux à celles qui ont été données par H. Fol et His, elle offre un certain intérêt.

Les veines ombilicales ont à peu près la même disposition que celle décrite par His dans son embryon de 4 millimètres.

Elles se jettent directement dans le cœur par l'intermédiaire des canaux de Cuvier; ce n'est que plus tard qu'elles pénètrent dans le foie par le mécanisme dont il a été question.

D'après His, les veines vitello-intestinales formeraient autour du pylore deux sinus annulaires superposés ; je n'ai rien trouvé de semblable.

D'autre part, les sinus que j'ai décrits et figurés sur le bord dorsal du foie correspondent exactement à ceux dont parle Fol dans son embryon de 5 millimètres 6, avec cette différence que, dans mon embryon, ils sont plus volumineux.

Sang. — Le sang remplit entièrement les vaisseaux et le cœur ; c'est grâce à cette particularité que la reconstruction complète et exacte du système vasculaire a pu être faite. Les globules du sang sont nucléés. Leur noyau homogène très réfringent est fortement teinté par le carmin, il est entouré d'une zone étroite de protoplasma. On ne trouve aucune cellule en voie de division.

Corps de Wolf. — Les canaux de Wolf, ainsi que les canalicules rénaux, sont absolument méconnaissables; les cellules épithéliales sont détachées et la lumière des canaux obstruée; sur les coupes on trouve de petits îlots de noyaux fortement colorés disposés en

cercle; c'est le seul vestige des canalicules rénaux. Il est impossible de trouver l'indication du canal de Wolf au point où il débouche habituellement dans le cloaque.

CONCLUSIONS. — L'examen détaillé des particularités de cet embryon nous a révélé un ensemble de faits dont l'ensemble peut, sinon résoudre la question des causes réelles des lésions pathologiques, du moins mettre sur la voie de leur origine et donner des indications pour des recherches ultérieures. Autant qu'il est permis d'émettre une hypothèse d'après les faits anatomiques observés, voici probablement comment les choses ont dû se passer.

L'embryon s'est développé d'une façon normale jusqu'à une certaine période, puisque la plupart des systèmes ont conservé leur disposition habituelle, puis est survenu un trouble de nutrition qui a retenti sur les annexes, sur l'amnios en particulier.

La présence de brides résistantes entre l'amnios et le chorion, ainsi que celle d'un véritable treillis fibrineux, semble indiquer des troubles de sécrétion profonds et peut-être des phénomènes inflammatoires.

L'absence de liquide amniotique est-elle due à une résorption ou à un trouble de sécrétion précoce? C'est ce qu'il serait difficile de dire; en tout cas le fait me semble en relation étroite avec la disparition de l'ectoderme et l'altération de l'épithélium amniotique.

Le plissement des parois épithéliales la disparition du canal neural, l'altération de cet épithélium, l'absence complète des ganglions nerveux, indiquent des lésions trophiques avec troubles sécrétoires profonds.

Ce qui domine dans les lésions observées chez cet embryon, ce sont les altérations des épithéliums. Parmi les tissus embryonnaires, ce sont évidemment ceux dont la vitalité est la plus grande et qui subissent le plus rapidement les influences pathologiques.

Ici tous les épithéliums sont atteints, l'ectoderme est complètement tombé, les épithéliums nerveux et rénaux sont désagrégés. L'entoderme est le moins altéré ; il se détache par places des poches branchiales, mais en général il forme une couche continue, dont les cellules sont moins nettes, mais encore bien distinctes. Partout, malgré l'altération, les noyaux se distinguent par leur coloration plus vive et leur réfringence plus grande.

Il est bien difficile de faire la part exacte entre les lésions dégé-

nératives consécutives à la mort et les lésions primitives dues à un trouble de nutrition, et d'arriver à une conclusion définitive. Aussi je me contenterai d'énumérer les faits constatés.

Troubles de sécrétion entre le chorion et l'amnios avec adhérence de celui-ci au chorion et à la vésicule ombilicale, absence de liquide amniotique, chute de l'ectoderme, disparition du canal médullaire, avec plissement des parois épithéliales et altération des cellules nerveuses, absence de ganglions nerveux, absence du canal de Wolf à sa partie inférieure, absence d'artères vitellines, altération générale des épithéliums, telles sont les principales lésions observées. Malgré ces modifications histologiques profondes, les différents systèmes ont conservé leurs rapports et leur étude a fourni d'utiles renseignements relatifs à certains points du développement normal. C'est ainsi, par exemple, que dans le système veineux, on peut saisir le mécanisme par lequel s'opère le changement de direction dans la circulation des veines ombilicales, pour se jeter à la face inférieure du foie, au moment où la communication avec le cœur disparaît.

Explication de la Pl. VIII.

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

dCd, Conduit de Cuvier droit.
dCs, Conduit de Cuvier gauche.
vca, Veine cardinale.
vj, Veine jugulaire.
ord, Oreillette droite.
sv C, Sinus veineux de Cuvier.
vu, Veine ombilicale.
sh d, Sinus veineux hépatique droit.
sh s, Sinus veineux hépatique gauche.
v vi, veine vitello-intestinale.
V, Ventricule.
ba, Bulbe aortique.
3 *a* et 4 *a*, 3ᵉ et 4ᵉ arcs aortiques.
am, Artère mandibulaire.
ad, Aorte descendante.
ao, Aorte abdominale.
au, Artère ombilicale.
au V, Canal auriculo-ventriculaire.
B, Bouche.
ph, Pharynx.
st, Estomac.
F, Foie.
po, Rudiment des poumons.
pa, Rudiment du pancréas.
bi, Canal cholédoque.
i, Intestin.
cl, Cloaque.
an, Anus.
ou, Ouraque.
1, 2, 3 et 4 *f*, 1ʳᵉ, 2ᵉ, 3ᵉ et 4ᵉ fentes branchiales.
l, Rudiment de la langue.
D, Diaphragme primitif.
pp, Cavité pleuro-péritonéale.
q, Queue.
mm, Myomères.
ch, Chorde dorsale.
opt, Pédoncule optique.
ot, Otocyste.
hy, Prolongement hypophysaire du cerveau intermédiaire.

Fig. 1. — Côté droit de l'embryon avec sa vésicule ombilicale. Grossissement, 10 *Dmm*, myomères; F, foie; *m*, arc mandibulaire; 1, premier arc branchial; 2, deuxième arc branchial.

Fig. 2. — Reconstruction du système artériel et digestif. Côté droit. — Grossissement, 17. Les lignes verticales indiquent la direction des coupes et leurs numéros d'ordre correspondant aux numéros des coupes représentées sur la planche. Les sinus veineux et l'oreillette sont seulement indiqués par un trait bleu.

Fig. 3. — Reconstruction du système veineux. Côté droit. On voit la veine ombilicale se jeter directement dans le conduit de Cuvier. Cette veine, ainsi que le bourrelet variqueux dont elle émane, est comprise dans l'épaisseur de la paroi abdominale qui ailleurs est censée avoir été enlevée pour laisser voir les rapports des organes internes.

Les figures numérotées de 31 à 247 représentent les coupes frontales faites suivant la direction des lignes verticales de la fig. 2 et sont dessinées au même grossissement de 17 diamètres. Le numéro de la figure correspond au numéro d'ordre exact de la coupe. On n'a représenté que les coupes les plus instructives; ces coupes sont vues par leur face postérieure.

LES MYRIOPODES MARINS

ET LA

RÉSISTANCE DES ARTHROPODES A RESPIRATION AÉRIENNE A LA SUBMERSION

Par Félix PLATEAU

Professeur à l'Université de Gand, etc.

I. — *Les Myriopodes marins.*

Le 15 février 1889, mon savant collègue, M. d'Arcy, W. Thompson, professeur à University College de Dundee, m'expédiait par la poste un Géophile de moyenne taille, en m'informant que l'animal avait été trouvé sur la côte de l'île de Jersey parmi des Siponcles, des Néréis et d'autres animaux qu'on ne rencontre qu'à marée basse.

Je songeai aussitôt au *Geophilus maritimus* de Leach; mais, avant que j'eusse trouvé le temps de faire quelques recherches à cet égard, une nouvelle lettre de M. Thompson m'apprenait que l'éminent myriopodologiste Latzel, ayant eu aussi à sa disposition des exemplaires provenant de la même source, les considérait comme appartenant à l'espèce décrite par Grube sous le nom de *Geophilus* (*Schendyla*) *submarinus*.

Ed. Grube a consacré, en effet, plusieurs pages de son travail intitulé : *Mittheilungen über St-Malo und Roscoff und die dortige Meeres, besonders die Annelidenfauna* [1], à la description des caractères et des mœurs d'un Myriopode Géophilide qu'il rencontra en quantité sur le Grand-Bey et à l'île Grand-Jardin, aux environs de Saint-Malo, vivant dans les fentes des rochers recouverts par la mer à marée haute.

D'après l'auteur cité, le Myriopode de Saint-Malo appartient au genre *Schendyla*, tandis que la forme également marine découverte

1. *Abhandlungen der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Abtheilung für Naturwissenschaften und Medicin*, 1869-72, Breslau, 1872.

autrefois par W. Leach [1] sur les côtes d'Angleterre, retrouvée, paraît-il, par d'autres zoologistes anglais [2], capturée à Möens Klint en Danemark par Fr. Meinert [3], en 1852 à Skaftö dans le Bohuslän (Suède) par A.-W. Malm, puis en 1857, dans l'île de Gottland (Suède méridionale), par le professeur Boheman, serait, suivant Bergsöe et Meinert, un *Scolioplanes*, opinion qui vient d'être confirmée récemment par C.-O. von Porat [4].

Les figures [5] et la description écourtée de Leah pouvant s'appliquer à un Géophilide quelconque, je ne me suis servi que du texte de Bergsöe et Meinert. J'ai donc comparé soigneusement l'échantillon recueilli à Jersey avec les deux diagnoses publiées, d'une part, par les naturalistes danois cités ci-dessus et, d'autre part, par Grube. J'ai pu m'assurer ainsi que la détermination de Latzel était exacte; le Myriopode de Jersey est bien un *Schendyla* et diffère profondément des *Scolioplanes* par l'absence de lame frontale, par sa lame prébasale entière, par l'absence de dent à la base du crochet venimeux de la forcipule, par l'absence de pores anaux et de *præscuta*, etc.; aucun doute ne peut exister à ce sujet.

De plus, depuis que je me suis livré à l'examen comparatif des caractères zoologiques, M. d'Arcy, W. Thompson, a publié, dans le numéro du 5 décembre 1889 de la *Nature anglaise*, un articulet de quelques lignes où il annonce que, suivant l'opinion de Latzel, les échantillons de Jersey, quoique appartenant à l'espèce découverte par Grube, s'éloignent assez du type pour constituer une véritable variété.

Par conséquent, si le Géophile trouvé à Möens Klint par Meinert

1. Leach, *The zoological Miscellany, being Descriptions of new or interesting Animals*, t. III, page 44, pl. 140, fig. 1 et 2, London, 1817.

2. Edward Parfitt écrit dans la *Nature anglaise* (vol. XLI, n° 1051, déc. 19, p. 153, 1889) qu'il a pris le *Geophilus maritimus* sous des pierres et des plantes marines près de Plymouth et qu'il a signalé l'espèce dans sa *Fauna of Devon*, publiée dans : *Transactions of the Devonshire Association for the advancement of Litterature, Sciences and Art*, 1874. Il renvoie aussi à *the Zoologist.*, p. 7, 1866.

3. Bergsöe et Meinert, *Danmarks Geophiler* (*Naturhistorisk Tidsskrift*, 3 R., 4 B., 1866), page 20 du tiré à part. — Meinert, *Myriapoda Musaei Hauniensis*, I Geophili (*Naturhistorisk Tidsskrift*, 3 R., 7 B., page 52 du tiré à part, Kjobenhaven, 1871).

4. Von Porat, *Nya Bidrag till skandinaviska Halföns Myriopodologi* (*Entomologisk Tidskrift*, page 12, Stockholm, 1889).

5. La figure 1 de Leach représente l'animal de grandeur naturelle, la figure 2 le représente grossi trois fois, mais sans détails utiles. Le texte porte seulement : « *G. linearis brunneo-ferrugineis, capite antennisque ferrugineis, pedibus fusco-luteis. Long. corp. 1 1/2 unc. et ultra. Habitat in Britannia inter scopulos ad littora maris vulgatissime. Antennæ lineares.* »

est réellement la forme décrite anciennement par Leach, il existerait, le long des côtes d'Europe, au moins deux Géophilides marins : *Geophilus* (*Schendyla*) *submarinus* Grube et *Geophilus* (*Scolioplanes*) *maritimus* Leach, habitant la zone intercoticale et subissant, deux fois en vingt-quatre heures, une submersion prolongée.

Ces conclusions ont été confirmées pendant la rédaction de mon travail par R.-I. Pocock ; d'après ce naturaliste, des échantillons du *Geophilus submarinus*, alors inédit, mélangés à des exemplaires de *Geophilus maritimus*, furent recueillis, il y a plus de vingt ans, par Laughrin, à Polperro, sur la côte sud du comté de Cornouailles, et ont été déposés en 1868 au British Museum [1].

Ajoutons enfin que le *Geophilus* (*Schendyla*) *submarinus var. egregia* Latzel, capturé à Jersey, faisait aussi partie d'un envoi adressé par J. Sinel à R. Moniez [2], et que Gadeau de Kerville a pris le *Geophilus* (*Scolioplanes*) *maritimus* sous des galets, au bord de la mer, à Villerville (Calvados) [3].

En acceptant les diverses déterminations comme exactes, nous pouvons résumer de la manière suivante la série des captures effectuées jusqu'à présent :

Geophilus (*Schendyla*) *submarinus*.	*Geophilus* (*Scolioplanes*) *maritimus*.
Angleterre (Polperro), Laughrin.	Angleterre Leach.
France (Saint-Malo), Grube.	Id. (Polperro), Laughrin.
Jersey, Sinel.	Danemark (Möens Klint), Meinert.
	Suède (Skaftö), Malm.
	Id. (Ile de Gotland), Boheman.
	Angleterre (Plymouth), Parfitt.
	France (Villerville), Gadeau de Kerville.

La présence de Myriopodes Chilopodes au bord de la mer est certainement un fait curieux, mais la propriété qu'offrent ces animaux de rester impunément sous l'eau pendant la durée d'une marée n'a rien d'extraordinaire. Je montrerai d'abord, par l'exposé de quelques expériences, que cette propriété est commune à d'autres représentants du groupe et que nos Géophilides terrestres supportent facilement des submersions beaucoup plus longues ; puis je donnerai l'énumération de tous les Arthropodes connus comme

1. Pocock, *A Marine Millipede* (*Nature anglaise*, vol. XLI, n° 1052, déc. 26, p. 176, 1889).
2. Moniez, *Acariens et Insectes marins des côtes du Boulonnais* (*Revue biologique du Nord de la France*, t. II, 1889-90, page 1 du tiré à part ; en note).
3. *Id.*, *ibid.*, page 4, en note.

se laissant submerger; enfin je résumerai d'anciennes recherches expérimentales que l'on a perdues de vue et qui tendent à prouver que la plupart des Trachéates peuvent rester impunément sous l'eau pendant fort longtemps.

II. — *Expériences sur des Cryptops et des Géophiles plongés dans l'eau douce.*

Paul Gervais [1] a constaté autrefois que des Géophiles vivaient encore après un et même deux jours de submersion. C'est la seule trace que j'ai pu trouver d'expériences antérieures aux miennes.

Voici la façon dont j'ai expérimenté : les animaux recueillis dans la terre humide de mon jardin, peu d'instants avant d'opérer, sont placés dans un large cristallisoir contenant de l'eau douce jusqu'à cinq centimètres de hauteur. Quelques bulles d'air adhèrent à la surface de leur corps et les font flotter au début; mais, en versant de l'eau à plusieurs reprises sur les Myriopodes, il est relativement facile de les débarrasser de toute trace de gaz. Les animaux tombent alors au fond du liquide et y restent par suite de leur poids spécifique légèrement supérieur à celui de l'eau.

Les essais ont eu lieu aux mois de mars et d'avril, c'est-à-dire à une époque de l'année où la température est peu élevée. Pendant les journées chaudes de juillet et d'août, les résultats eussent été moins bons.

A. — Deux *Cryptops punctatus* deviennent immobiles après quelques instants : cependant l'asphyxie n'est qu'apparente, car les Myriopodes redeviennent actifs au bout de plusieurs heures si on les retire du liquide et si on les dépose sur du papier absorbant. Cette première tentative m'a montré que le *Cryptops punctatus* résiste parfaitement à une submersion de 6 heures [2].

B. — Un *Geophilus sodalis* a subi impunément une submersion de 67 heures.

C. — L'expérience qui suit effectuée sur trois *Geophilus longi-*

1. Cité par Lucas, *Histoire naturelle des Arachnides et des Myriapodes* dans l'*Histoire naturelle des animaux articulés*, de Castelnau, Lucas et Blanchard, t. I, p. 515, Paris, 1840.

2. Les *Cryptops* sont des Scolopendrides et non des Géophilides; mais leur genre de vie souterraine étant absolument le même que celui des Géophiles, j'ai cru bien faire en les soumettant à des expériences de submersion.

cornis a été poussée jusqu'aux dernières limites, c'est-à-dire jusqu'à la mort réelle des animaux.

Sous l'eau, les Géophiles sont partiellement engourdis; cependant, tant qu'ils sont vivants, il suffit de les toucher avec une baguette de verre ou un fil métallique pour leur voir effectuer des mouvements ondulatoires plus ou moins vifs. En notant, pour chacun des exemplaires, l'instant où j'avais pu obtenir ainsi les derniers mouvements appréciables, j'ai constaté que :

Le premier individu a vécu sous l'eau pendant 6 jours, soit 144 heures.

Le deuxième individu a vécu sous l'eau pendant 14 jours, soit 336 heures.

Le troisième individu a vécu pendant un peu moins de 15 jours, soit 355 heures.

On voit que ces durées de six, de quatorze et de quinze jours sont énormément supérieures à celle d'une simple marée et que des Géophiles tout à fait terrestres, comme le *G. longicornis*, présentent une grande résistance à la submersion dans l'eau douce.

III. — *Expériences sur des Cryptops et des Géophiles plongés dans l'eau de mer.*

J'aurais pu, à la rigueur, me contenter des résultats précédents, cependant, comme on ne manquerait pas de m'objecter que les animaux essayés ne se trouvaient pas exactement dans les conditions caractéristiques des Myriopodes marins, j'ai fait de nouveaux essais assez nombreux en employant de l'eau de mer.

L'eau de mer aussi pure que possible que je prenais la précaution d'aller chercher moi-même à Ostende était, en outre, filtrée, pour la débarrasser des débris organiques qui n'auraient pas tardé à se décomposer. La hauteur du liquide dans le vase était encore de 5 centimètres.

J'ai dit, plus haut, en parlant des Myriopodes plongés dans l'eau douce, qu'on enlevait facilement les bulles d'air éparses à la surface de leurs téguments. Quand il s'agit d'eau de mer, l'opération est au contraire délicate et souvent longue : les bulles gazeuses semblent adhérer beaucoup plus fortement; on ne parvient à les détacher que par des aspersions fréquentes ou en poussant du doigt les

Myriopodes sous la surface du liquide, tout en leur imprimant de légères secousses. De plus, la densité de l'eau de mer, supérieure à celle de l'eau douce, a pour effet de ramener constamment les animaux à la surface, chaque fois que la totalité des bulles d'air n'a pas été supprimée. L'installation d'une expérience exigeait ainsi de 15 à 20 minutes.

L'immobilité complète, même après attouchement à l'aide d'une tige de verre ou de métal n'étant pas, pour les Myriopodes submergés, un signe certain de mort, et ces animaux revenant souvent à la vie lorsqu'on les retire du liquide, il m'est arrivé de replonger dans l'eau de mer des individus extraits de ce milieu et chez lesquels je constatais, au bout de quelques secondes, des mouvements incontestables. La submersion était ainsi interrompue pendant un temps fort court. J'ai noté cette particularité dans l'exposé des résultats ci-dessous.

A. — *Cryptops punctatus :*

Premier individu, après 2 heures, vivant; après 12 heures, mort.
Deuxième individu, après 2 heures, vivant; après 8 heures, mort.

La résistance des *Cryptops* à la submersion dans l'eau de mer est donc faible. Il en est tout autrement pour les Géophiles.

B. — *Geophilus longicornis :*

			Durée de la résistance.
		En juillet.	
Deux individus, après	2 h. 15	vivants..................	2 h. 15
Un — —	5 h. »	revient sur papier absorbant	5 h. »
Deux — —	6 h. »	un mort, un vivant	6 h. »
Trois — —	12 h. »	deux morts, un vivant	12 h. »
Deux — —	7 h. »	vivants, replongés immédiatement dans le liquide; 12 heures en tout, vivants..	12 h. avec courte interruption.
Deux — —	8 h.	vivants, un seul ramené à la surface, mais immédiatement replongé; 11 heures en tout, vivants.....	11 h. avec courte interruption.
	23 h.	un individu mort.........	
	32 h.	en tout, un individu vivant.	32 h. avec courte interruption.
		En septembre-octobre.	
Trois individus, après	24 h.	vivants................	24 h.
Trois — —	27 h.	deux morts, un vivant...	27 h.
Un — —	45 h.	revient sur papier absorbant	45 h.
Deux — —	65 h.	vivants replongés immédiatement dans le liquide.	65 h.
	72 h.	en tout, reviennent encore sur papier absorbant....	72 h. avec courte interruption.

L'inspection de ces résultats montre que, bien que les Géophiles terrestres résistent moins longtemps à la submersion dans l'eau de mer qu'à la submersion dans l'eau douce, ces animaux supportent souvent, sans inconvénient, le séjour dans l'eau de mer pendant plus de 12 heures, c'est-à-dire pendant plus du double du temps nécessaire pour subir une submersion par la marée.

Certains individus, probablement plus robustes, ont résisté 65 et même 72 heures. Enfin la température paraît jouer un rôle, puisque les résultats des expériences effectuées en septembre-octobre, alors que le thermomètre ne marquait que 15 à 17 degrés, sont en général plus démonstratifs que ceux des essais faits au mois de juillet, au plus fort de l'été.

J'avais donc raison de dire que la propriété offerte par les Géophiles marins n'a rien d'extraordinaire et je voulais ajouter ici « qu'il est même probable que si, par exemple, à la suite de transports de matériaux destinés à des constructions maritimes, des Géophiles terrestres étaient transplantés sur le littoral, ils résisteraient, comme les autres, à l'action des marées et ne périraient qu'au bout d'assez longtemps à cause de l'absence d'une nourriture convenable », lorsque le passage suivant d'une lettre que M. R. Moniez a eu l'obligeance de m'adresser le 11 décembre 1889, vint confirmer à très peu près cette supposition : « J'ai aussi, écrit M. Moniez, trouvé sous des pierres que la haute mer envahit, plus haut que les espèces.... qui sont recouvertes à toutes marées, le *Scolioplanes acuminatus* (non le *maritimus*) [1]. » Or le *Sc. acuminatus* Leach est bien une forme de l'intérieur des terres, comme l'indiquent toutes les listes de Myriopodes connues.

IV. — *Énumération des Arthropodes non nageurs à respiration aérienne, autres que des Myriopodes, fréquentant les plages ou le bord des eaux et se laissant submerger.*

Beaucoup d'Arthropodes à respiration aérienne, sans être nageurs, habitent le bord des eaux douces ou salées et passent une partie de leur existence sous le liquide, soit à l'état larvaire, soit à l'état parfait. J'ai pensé que leur énumération offrirait quelque intérêt.

1. Moniez a signalé, depuis, cette même capture dans : *Acariens et Insectes marins des côtes du Boulonnais, op. cit.*, p. 4 du tiré à part.

Malgré les nombreuses recherches bibliographiques auxquelles je me suis livré, la liste ci-dessous n'est certainement ni complète, ni toujours exacte. J'espère cependant qu'elle attirera l'attention des observateurs vers un sujet d'étude fort curieux.

A. — Coléoptères.

a. — Carabiens.

Carabus clathratus Lin. — Observé par E. Bertrand à Calmpthout, province d'Anvers, Belgique. L'auteur a vu des individus sous l'eau, à cinq centimètres de profondeur, faisant la chasse aux larves et nymphes aquatiques, entre autres à celles des Libellules [1].

Carabus auratus L. — J'ai rencontré le Carabe doré au bord de la mer, à Ostende, dans des tas de Fucus remplis de débris de Crustacés dont il se nourrissait [2]. On remarquera que l'animal étant aptère ne pouvait s'envoler lors de l'arrivée des premières vagues du flot montant.

Pogonus Ziegler. — Genre comprenant une vingtaine d'espèces vivant au bord de la mer ou dans le voisinage des lacs et subissant impunément la submersion.

Suivant Spence [3], John Burrell observa le premier, vers 1810, les mœurs d'un *Pogonus*, le *P. Burrellei* Haworth ; il fit part de sa découverte à Curtis, qui inséra une figure à la planche 47 du premier volume de sa *British Entomology* [4].

Spence, puis Grube [5] indiquent *Pogonus Burrellei* Haw., P. *chalceus* Marsh et *P. Aeruginosus* Steph. comme marins. Ph.-H. Gosse cite, des côtes d'Angleterre, *P. chalceus*, *P. luridipennis* Germ., *P. littoralis* [6]. Ajoutons que, d'après Preudhomme de Borre [7], *P. chalceus* et *P. luridipennis* ont été pris sur le littoral belge.

1. *Société entomologique de Belgique*. Compte rendu de la séance du 1er juin 1889, p. XCVII.
2. Plateau, *Recherches physico-chimiques sur les articulés aquatiques*, 1re partie (*Mém. couronnés et mém. des savants étrangers*, publiés par l'Acad. roy. de Belgique, collection in-4°, tome XXXVI, 1870), page 6, en note.
3. Spence, *Notice relative to Aëpus fulvescens and other submarine coleopterous Insects* (*Transactions of the Entomological Society of London*, t. I, p. 180, 1836).
4. London, 1824.
5. Grube, *op. cit.*, p. 84.
6. Gosse, *A Manual of Marine Zoology for the British Isles*, part. II, p. 217, London, 1856.
7. Preudhomme de Borre, *Matériaux pour la faune entomologique des Flandres*. 2e centurie, p. 2 du tiré à part (*Bulletin scientifique du département du Nord*, 2e série, t. V, n° 5, mai 1882).

Trechus Clairville. — Petits Carabiens habitant sous les pierres dans les endroits humides et pouvant rester plusieurs heures sous l'eau. *Tr. discus* Fabr., *Tr. micros* Herbst., *Tr. longicornis* Sturm., *Tr. rubens* Fabr., *Tr. minutus* Fabr. et *Tr. secalis* Payk. ont été observés en Belgique [1].

Perileptus Schaum. (*Blemus* Dawson.) — Carabiens de petite taille s'observant ordinairement au bord de la mer et présentant les mêmes mœurs que les *Aëpus*. On cite des espèces étrangères de Bourbon, de Ténériffe, de Nubie [2]. Le *Perileptus areolatus* Creutzer se rencontre cependant aussi dans l'intérieur, loin de l'Océan [3].

Aëpus Leach (Samouelle). — Carabiens marins célèbres par les observations d'Audouin, de Laboulbène, de Coquerel et de Grube. On cite :

1° *Aëpus marinus* Ström (*Aëpus fulvescens* Leach). — Découvert en Danemark, au milieu des pierres du littoral par Hans Ström [4], qui lui donna le nom de *Cicindela marina*, mais sans constater ses propriétés curieuses, retrouvé ensuite, d'abord en France et étudié par Audouin à l'île de Noirmoutier, en 1822 [5], capturé plus tard en Angleterre par Leach, aux embouchures des rivières Tamer et Yalm de la côte du Devonshire [6], puis à Ballyhullish-Ferry en Écosse par Francis Walker [7], figuré pour la première fois d'une façon exacte par Curtis [8], recueilli en Angleterre et en Écosse par Ch. Javet [9], cité comme observé aux îles Britanniques par Gosse [10], réétudié à nouveau par Grube [11] au Petit-Bey, près de Saint-Malo,

1. Preudhomme de Borre, *Liste des espèces de Coléoptères carnassiers terrestres et aquatiques authentiquement capturées en Belgique* (*Annales de la Société entomologique de Belgique*, t. XXX, 1886).

2. Maurice Girard, *les Insectes* (*Traité élémentaire d'entomologie*, t. I, page 283. Paris, 1873).

3. Par exemple dans la vallée de la Meuse, en Belgique, d'après Preudhomme de Borre.

4. Cité par Dutrochet, *Note additionnelle au mémoire sur le Blemus* (*Ann. des sc. nat.. Zoologie*, 2e série, t. III, p. 33, 1835).

5. Audouin, *Observations sur un insecte qui passe une partie de sa vie sous la mer, lues à l'Académie des sciences le 3 juin 1833* (*Nouvelles annales du muséum d'Histoire naturelle*, t. III, p. 117 et suiv.). Audouin a attendu dix ans avant de publier son travail, ce qui explique la confusion apparente des dates.

6. D'après Curtis, voyez plus bas.

7. *Id.*

8. Curtis, *British Entomology, being Illustrations and Descriptions of the Genera of Insects found in Gr. Britain and Ireland*, t. V, pl. 203, London, 1828.

9. Communication verbale faite à Laboulbène.

10. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. I, p. 180, fig. 334, et part. II, p. 217.

11. Grube, *op. cit.*, page 117 et pl. 1, fig. 3.

et à Roscoff en 1868; capturé enfin à Jersey par J. Sinel[1].

2° *Aëpus Robinii* Laboulbène. — Découvert et observé par Ch. Robin sur la plage de Dieppe en 1848[2], décrit par A. Laboulbène[3] qui le dénomma, réétudié ensuite plus complètement par Coquerel[4] à Brest, indiqué d'Angleterre par Gosse[5], retrouvé en 1878 à l'île de Ré par Bonnaire[6], puis en dernier lieu, sur la plage du Croisic, par Wouilt[7]. L'insecte se rencontrait au Croisic sous des pierres en compagnie de Mollusques des genres *Rissoa* et *Lasæa*, dont il fait probablement sa nourriture.

Coquerel effectua quelques expériences curieuses et constata que l'*Aëpus Robinii* résiste à des submersions de dix-huit heures. Il découvrit aussi la larve qui, habitant les mêmes lieux, offre des mœurs analogues à celles de l'Insecte parfait.

3° *Aëpus gracilicornis* Wollast., de Madère.

Thalassobius Gay et Solier. — Le *Thalassobius testaceus* Gay et Sol. du Chili se trouve à marée basse sous les pierres[8].

Dyschirius Bonelli. — Courent sur le bord des eaux et, au moindre danger, s'enfoncent dans le sable ou sous la vase. Nos *D. salinus* Schaum, *D. chalceus* Erichs, *D. impunctipennis* Dawson et *D. obscurus* Gyll, propres, en Belgique, au littoral des Flandres, le long des eaux saumâtres de l'embouchure de l'Escaut, etc., devraient être réétudiés au point de vue de leurs mœurs et de la façon dont ils supportent l'immersion.

Bembidium Erichs. — La même remarque peut être faite à propos de nombreux *Bembidium*. En effet, Ph.-H. Gosse[9] indique, comme marins, des côtes d'Angleterre, *B. concinnum* et *B. ephippium* et, dans nos Flandres, *B. argentèolum* Ahrens, *B. varium* Oliv.,

1. R. Moniez, *Acariens et Insectes marins des côtes du Boulonnais*, *op. cit.*, p. 1 du tiré à part.

2. Ch. Robin s'est borné à fournir à Laboulbène des notes manuscrites, mais n'a rien publié.

3. Laboulbène, *Étude sur le genre Aëpus de Leach et description d'une nouvelle espèce française : Trechus Aepus Robinii* (*Annales de la Soc. entomologique de France*, série 2, t. VII, p. 23, pl. II, fig. 1 à 8, 1849).

4. Coquerel, *Note pour servir à l'histoire de l'Aëpus Robinii et description de sa larve* (*Annales de la Soc. entomologique de France*, série 2, t. VIII, page 529, 1850).

5. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, p. 217.

6. Voyez plus loin : *Hémiptères, Aepophilus*.

7. Adrien Dollfus, *les Plages du Croisic*, avec la collaboration de MM. Chevreux et Dautzenberg (*Feuille des Jeunes Naturalistes*, XVIII° année, 1888, page 4 du tiré à part).

8. Desmarest, dans Chenu, *Encyclopédie d'histoire naturelle. Coléoptères*, t. I, page 189.

9. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, p. 218.

B. obliquum Sturm., *B. lunatum* Duftschm, *B. concinnum* Putz, *B. minimum* Fabr., etc., semblent propres à la région maritime. *B. ephippium* Marsham et *B. pallidipenne* Illiger sont même tout à fait caractéristiques de cette région [1]

Cillenum laterale Samouelle. (*C. Leachii* Dejean). — Des côtes de France et d'Angleterre [2].

Ch. Javet, qui a observé cet Insecte à l'embouchure de la Mersey, a constaté qu'il était recouvert à chaque marée et restait, en moyenne, sous l'eau, durant 18 heures [3].

A. Fauvel a vu, sur les côtes du Calvados, le *Cillenum laterale*, par centaines, à la surface du sable très fin qui s'accumule à l'embouchure des rivières ou sur le bord des mares. Avant l'arrivée du flot, les petits Carabiens se creusent des trous de trois à quatre centimètres de profondeur, où ils se retirent dès que l'eau monte [4].

J.-C. Champion a trouvé le *C. laterale* à l'île de Sheppey, non sur le sable, mais sous des pierres situées plus loin que le niveau ordinaire de la marée [5]. Enfin l'espèce a été capturée en dernier lieu à Jersey, par Sinel [6].

Tachys scutellaris Germar. — Très petite forme caractéristique des régions à eaux salées ou saumâtres. Indiquée des côtés d'Angleterre par Gosse [7], sous le nom de *Bembidium scutellare*. En Belgique, où elle paraît très rare, elle n'aurait, jusqu'à présent, été trouvée que près de Dixmude, c'est-à-dire à une assez grande distance de la mer [8]; mais en France, sur la presqu'île de Pen-bron (baie du Croisic), Wouilt l'a rencontrée sous des pierres découvrant à marée basse [9].

b. — Dytisciens.

On cite dans les ouvrages une série d'Hydroporides halophiles ou

1. Preudhomme de Borre, *Matériaux pour la faune entomologique des Flandres, op. cit.*, pages 11 et suiv. du tiré à part.
2. Cité d'Angleterre par Gosse, *op. cit.*, part. II, page 218.
3. Communication verbale faite à Laboulbène, *op. cit.*, p. 26.
4. Maurice Girard, *les Insectes*, etc., *op. cit.*, t. I, p. 316.
5. Champion, *Notes on the Coleoptera of the Isle Sheppey* (*the Entomologist's Monthly Magazine*, vol. XXIII, november, p. 130, 1886).
6. R. Moniez, *Acariens et Insectes marins, op. cit.*, p. 1 (en note) du tiré à part.
7. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, p. 218.
8. Preudhomme de Borre, *Matériaux pour la faune entomologique des Flandres, op. cit.*, p. 11, n° 40, du tiré à part.
9. Adrien Dollfus, *les Plages du Croisic*, etc., *op. cit.*, page 15.

capturés dans des endroits plus ou moins voisins de la mer. Ces Insectes étant nageurs ne doivent pas nous occuper.

c. — *Hydrophiliens.*

La plupart des Hydrophiliens dont les noms suivent habitent exclusivement les eaux douces. La propriété qu'ils présentent de pouvoir rester fort longtemps sous le liquide sans renouveler leur provision d'air permet évidemment de les ranger dans notre liste.

Dryops Oliv. (*Parnus* Fabr.). — Vivent enfoncés dans la vase et sous l'eau. Résistent à peu près indéfiniment à la submersion. Plusieurs espèces d'Europe, entre autres *D. prolifericornis* Fabr.

Parmi les anciens auteurs qui ont cité les propriétés de ces Insectes et qui ont cherché à les expliquer, on peut signaler Audouin [1], Léon Dufour [2], Wesmael [3] et Erichson [4]. Leurs remarques s'appliquent aussi partiellement aux genres *Macronychus* et *Elmis*.

Elmis Latr. — Habitent des eaux courantes au milieu des pierres et des plantes submergées. Une vingtaine d'espèces d'Europe et d'autres exotiques.

Léon Dufour [5] a observé sommairement, dans les Landes, les mœurs de l'*Elmis Wolkmari* Müller.

Les larves des *Elmis æneus* Müller et *E. Wolkmari*, qui présentent, du reste, une respiration branchiale, ont été étudiées par Laboulbène [6].

Macronychus Müller. — Paraissent vivre presque toujours sous l'eau, accrochés sous les pierres ou aux morceaux de bois flottants. Les mœurs du *Macronychus quadrituberculatus* Müller ont été examinées par Contarini [7] et par Léon Dufour [8]. Entre autres faits

1. Audouin, *Observations sur un Insecte qui passe une partie de sa vie sous la mer*, etc., *op. cit.*, page 11.
2. Léon Dufour, *Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur quelques Insectes Coléoptères* (*Annales des sciences naturelles, Zoologie*, série 2, t. I, p. 65, 1834.)
3. Wesmael, *Note sur la respiration de quelques Insectes qui vivent sous l'eau* (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, tome I, page 193, 1836).
4. Erichson, *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands*, t. III, 1848 (cité par Laboulbène, *op. cit.*, p. 28, en note).
5. Léon Dufour, *Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur les Insectes Coléoptères des genres Macronychus et Elmis* (*Annales des sciences naturelles, Zoologie*, série 2, t. III, p. 162, 1835).
6. Laboulbène, *Annales de la Société entomologique de France*, 4e série, t. X, p. 405, 1870.
7. Contarini, *Sopra el Macronychus quadrituberculatus*, Bassano, 1822.
8. Léon Dufour, *Rech. anat.* (*Macronychus et Elmis*), *op. cit.*, p. 155.

curieux observés par ce dernier auteur, il faut signaler cette particularité que le *Macronychus* ne vit pas au delà de deux ou trois heures quand on le prive d'eau ou d'humidité [1].

La larve de ce singulier Hydrophilien possède des houppes branchiales comme les larves des *Elmis*. Étudiée successivement par Contarini et Léon Dufour, elle a fait l'objet d'un travail détaillé de la part de Pérez, qui la retrouva en 1862 sur les bords de l'Adour [2].

Heterocerus Bosc. — Les Hétérocères vivent enfoncés dans le sable ou la vase au bord des rivières et des marais. Certaines espèces ont incontestablement des habitudes marines et, en les observant de plus près, on s'assurera probablement qu'elles se laissent recouvrir par la marée. Ainsi Curtis [3] dit avoir trouvé en abondance à Broughton (Lancashire) l'*Heterocerus marginatus* Bosc creusant des trous sous de petits Crabes rejetés par la mer.

Léon Dufour [4], parlant de la même forme, insiste sur le rôle que joue, suivant lui, le duvet court et serré qui revet le corps entier de l'Insecte. Enfin Ph.-H. Gosse [5] cite, des côtes d'Angleterre : *Heterocerus obsoletus*, *H. femoralis* et *H. pusillus*.

Elophorus Fabricius. (*Helophorus* pour quelques auteurs.) — Se cachent parmi les végétaux submergés et ont des mœurs analogues à celles des *Elmis*.

Ochthebius Leach. — Comme plusieurs espèces de ce genre, telles que *O. marinus* Payk, d'Europe, d'Algérie, etc., habitent les eaux saumâtres ou salées, il n'y aurait rien d'étonnant qu'elles figurassent un jour dans le catalogue des Insectes régulièrement recouverts par le flot à marée montante.

d. — Staphyliniens.

Bledius Steph. — Vivent ordinairement dans les terrains humides au bord des eaux. D'après Spence [6], c'est John Burrell qui signala le premier le *Bledius tricornis* Herbst, comme s'observant sur certaines plages et se laissant submerger par la marée. Burrell cons-

1. Léon Dufour, *Rech. anat.* (*Macronychus et Elmis*), *op. cit.*, p. 156.
2. Pérez, *Annales de la société entomologique de France*, 4e série, t. III, p. 621, 1863.
3. Curtis, *British Entomology.*, *op. cit.*, t. V, p. 224.
4. Léon Dufour, *Recherches anat. et consid. entomologiques sur quelques Insectes Coléoptères*, etc., *op. cit.*, page 62.
5. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, page 219.
6. Spence, *Notice relative to Aëpus*, etc., *op. cit.*, p. 179.

tata le fait en 1810 à Cley (Norfolk) [1]. Grube [2] cite le *Bl. tricornis* dans sa liste. Enfin, au Croisic, Wouilt a trouvé en quantité, en 1888, sur la presqu'île de Pen-bron, le *Bl. spectabilis* à un pied de profondeur, sous une couche de vase découvrant à chaque marée. A. Dollfus [3], en relatant cette capture, émet l'hypothèse que l'Insecte se nourrit peut être des vers habitant la vase.

Micralymma Westwood. — La *Micralymma brevipenne* Gyll. (*M. marinum* Ström, *M. Johnstoni* Westw.) a tout à fait les mœurs des *Aëpus* et, ainsi que ces Carabiens marins typiques, se laisse submerger à marée haute.

Découvert d'abord en Suède, retrouvé ensuite en Angleterre [4], puis en France, ce petit Staphylinien exclusivement marin paraît avoir une distribution géographique étendue. Suivant des renseignements fournis par Fauvel à R. Moniez [5], « la *Micralymma* habite presque toutes les côtes rocheuses de la Manche et s'étend jusqu'au Morbihan; sur celles de l'Océan on ne l'a pas trouvée au sud de la Loire ». Moniez ajoute qu'on la connaît aussi d'Islande, de Danemark et l'indique de Jersey d'après un envoi de J. Sinel [6].

En France, la *Micralymma* a été capturée pour la première fois au Havre par A. Laboulbène [7], dont nous résumons plus bas les observations très soignées. D'après le *Catalogue des Coléoptères du Nord* de de Norguet, Lethierry l'aurait trouvée à Dunkerque [8]. Enfin R. Moniez l'a rencontrée fréquemment dans toutes les parties rocheuses de la côte du Boulonnais.

Laboulbène a constaté par des expériences que la *Micralymma* résiste pendant cinq jours à l'immersion sous l'eau de mer et que, contrairement à l'opinion reçue, la couche d'air qui la revêt d'habitude ne lui est pas indispensable. La suppression de cette couche par le brossage à l'aide d'un pinceau n'enlève pas à l'Insecte la propriété de rester sous l'eau pendant longtemps.

Micralymma Dicksoni Sallb est une seconde forme marine ap-

1. Burrell, *Remarks on Staphylinus tricornis* (*Transactions of the Entomological Society*, vol. I, p. III, p. 310, 1812).
2. Grube, *op. cit.*
3. A. Dollfus, *les Plages du Croisic*, etc., *op. cit.*, p. 15 du tiré à part.
4. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. I, p. 180, fig. 235, et part. II, p. 220.
5. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., *op. cit.*, p. 47 du tiré à part.
6. Moniez, *op. cit.*, p. 1 du tiré à part.
7. Laboulbène, *Etudes sur le genre Aëpus*, etc., *op. cit.*, p. 27.
8. Cité par Moniez.

partenant au même genre. Découverte lors de l'expédition de la *Vega*, elle habite toute la côte septentrionale de l'Asie [1].

Philonthus Curtis. — Genre extrêmement riche en espèces. La plupart des *Philonthus* vivent dans les excréments de ruminants ou au milieu des végétaux en décomposition; cependant Laboulbène [2] a trouvé le *Ph. xantholoma* Gravenhorst dans le sable mouillé du littoral à Biarritz, près de Bayonne, et indique le *Ph. sericeus* Holme comme se rencontrant sur les côtes françaises parmi les Fucus.

Aleochara Gravenhorst. — Petits Staphyliniens à corps court et ramassé s'observant dans les champignons en décomposition, sous les cadavres d'animaux, etc. Certains d'entre eux, dit Maurice Girard [3], recouverts d'un duvet soyeux, « affrontent les lames sous les monceaux de varechs et de goémons rejetés par la mer ».

Laboulbène [4] cite *Aleochara obscurella* parmi les Insectes littoraux qu'on peut recueillir dans le sable mouillé ou sous les végétaux marins.

Diglossa Haliday. — Le genre n'est représenté que par une seule espèce, *D. mersa* Halid., d'un millimètre et demi de longueur, découverte sur les côtes d'Irlande par Haliday, indiquée des Iles-Britanniques sous le nom de *D. demersa* par Gosse [5], retrouvée sur la côte du Calvados par A. Fauvel, à la baie de la Somme, à la Teste, à Hyères par Rey [6], enfin à l'île de Sheppey, à l'embouchure de la Tamise, par G.-C. Champion [7].

La *Diglossa* ne creuse pas le sable, mais se laisse submerger et recouvrir par le flot et le sable mouillé. Elle reste là sans mouvement pendant plusieurs heures et ne sort de son engourdissement que lorsque le soleil a séché la surface de la plage [8].

e. — Tenebrioniens.

Trachyscelis Latr. — Le type du genre *Trachyscelis aphodioïdes* Latr. est une espèce commune au bord de la mer, sur les côtes de la Méditerranée et du golfe de Gascogne. Elle a été observée en

1. Cité par Moniez.
2. Laboulbène, *Études sur le genre Aépus*, etc., *op. cit.*, p. 26.
3. Maurice Girard, *les Insectes*, *op. cit.*, t. I, p. 316.
4. Laboulbène, *Études sur le genre Aépus*, *op. cit.*, p. 26.
5. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, p. 220.
6. Maurice Girard, *op. cit.*, p. 317.
7. Champion, *Notes on the Coleoptera of the Isle Sheppey*, *op. cit.*, p. 130.
8. Maurice Girard, *op. cit.*

France, en Espagne, en Italie, en Grèce et au nord de l'Afrique.

Phaleria Latr. — Genre assez riche. La *Phaleria cadaverina* Fabr. se rencontre fréquemment sous les Fucus, le long des plages de l'Océan et de la Méditerranée. L'espèce n'est pas rare sur la côte hollando-belge et, suivant Snellen van Vollenhoven [1], on trouve parfois des centaines d'individus sous des cadavres de poissons.

Étant données l'absence d'ailes, la taille relativement petite de l'animal et la distance énorme, pour lui, qui le sépare ordinairement des points de la côte toujours à sec, il est probable qu'il est souvent, sinon chaque fois, submergé par la marée.

f. — Curculioniens.

Lixus Fabr. — Le *Lixus paraplecticus* habite à l'état larvaire les tiges d'une ombellifère, le *Phellandrium aquaticum*. La femelle à l'état parfait descend sous l'eau et pond ses œufs un à un sur la partie submergée des plantes aquatiques.

Poephagus Schönh. — Vivent sur les plantes aquatiques. La larve du *Poephagus Nasturtii* Germ. habite l'intérieur des tiges du cresson de fontaine, souvent au-dessous du niveau de l'eau.

Phytobius Schönh. — Léon Dufour a signalé, dans un travail sur la respiration [2], le *Ph. hydrophilus* vivant sur les tiges submergées de *Myriophyllum spicatum*. D'autres espèces du genre ont été indiquées comme ayant des mœurs analogues.

Bagous Germ. — Habitent, comme les précédents, dans les lieux humides, près des eaux. G.-C. Champion [3] a trouvé le *Bagous subcarinatus* dans l'île de Sheppey, sous des *Ranunculus aquaticus* et des *Lemna*, sur les bords de fossés pleins d'eau douce.

g. — Chrysoméliens.

Hæmonia Megerle. — Le genre *Hæmonia*, voisin des Donacies, se compose de Chrysoméliens réellement aquatiques, vivant à l'état parfait, comme à l'état larvaire, sous la surface de l'eau.

Parmi les espèces dont il se compose, les unes, *H. Equiseti*,

1. Snellen, *De dieren von Nederland. Gelede dieren*, p. 244, Haarlem, 1860.
2. Léon Dufour, *Des divers modes de respiration aquatique chez les Insectes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. XXIX, pp. 763-770, 1849).
3. Champion, *Notes on the Coleoptera of the Isle Sheppey*, *op. cit.*, p. 130.

H. Curtisii, *H. Chevrolatii*, propres aux eaux douces, s'observent surtout sur les parties submergées des *Potamogeton*; d'autres, *H. Zosterae*, *H. Gyllenhalii*, spéciales aux eaux salées, se rencontrent au milieu des plantes marines et sont quelquefois rejetées par la marée sur les plages de la mer du Nord et de la Baltique.

On aurait tort, cependant, d'attribuer à la composition de l'eau un rôle absolument prépondérant dans la répartition de ces formes. J'ai montré autrefois, expérimentalement, que les Coléoptères d'eau douce résistent indéfiniment dans l'eau de mer [1], et une observation de G.-C. Champion prouve que ma remarque s'applique aux *Hæmonia*; il a, en effet, rencontré *H. Curtisii* dans l'île de Sheppey dans des fossés d'eau saumâtre [2]. Gosse cite la même espèce comme marine [3].

Les mœurs des *Hæmonia* ont été étudiées par Leprieur [4] et Bellevoye [5]. Enfin *H. Equiseti* a fait l'objet d'une observation intéressante de la part de A. Forel [6]. Un exemplaire, dit ce savant, «... est resté dix à douze jours placé dans l'eau, sans relation avec la surface et n'a pas paru souffrir de l'impossibilité où il était de renouveler la provision d'air qu'il a enfermée autour des poils nombreux des plaques argentées de sa face ventrale. Il est mort, par contre, au bout de quelques heures d'exposition à l'air. »

B. — Chenilles de Lépidoptères.

Je ne parle de ces animaux que pour prémunir le lecteur contre des erreurs d'interprétation. On cite les chenilles de Noctueliens du genre *Nonagria* Ochs. comme habitant les tiges des Cypéracées, Joncées, Typhacées, etc., et descendant sous la surface de l'eau. On cite également partout les habitudes aquatiques des Pyraliens Hydrocampides des genres *Paraponyx* Stephens, *Cataclysta* Herr.

1. Plateau, *Recherches physico-chimiques sur les articulés aquatiques*, 1re partie (*Mem. couronnés et mém. des savants étrangers* publiés par l'*Acad. roy. de Belgique*, collection, in-4°, tome XXXVI, 1870).
2. Champion, *Notes on the Coleoptera of the Isle Sheppey*, *op. cit.*, p. 130.
3. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, p. 220.
4. Leprieur, *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Colmar*, 10e année, 1869 (cité par Maurice Girard).
5. Bellevoye, *Observations sur les mœurs de plusieurs espèces de Coléoptères qui vivent sur les plantes aquatiques*, XIIe *Bullet. de la Soc. d'hist. nat.* du département de la Moselle, Metz, 1870 (cité par Maurice Girard).
6. Forel, *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles*. vol. X, n° 62, p. 343, décembre 1869.

Sch. et *Hydrocampa* Latr.; mais l'examen des mœurs des Insectes en question prouve qu'il ne faut pas les ranger dans la liste des Arthropodes susceptibles de subir, normalement et sans dispositions spéciales, une immersion de longue durée. En effet, les chenilles de *Nonagria* ont de l'air autour d'elles dans l'intérieur des tiges qu'elles creusent, les chenilles de *Paraponyx* possèdent des branchies externes, enfin celles de *Cataclysta* et d'*Hydrocampa* habitent des fourreaux pleins d'air.

C. — Hémiptères.

Aëpophilus Signoret. — Espèce unique, *Aëpophilus Bonnairei* Sign.

Ce curieux petit Hémiptère cimicien, de trois millimètres seulement de longueur, habitant les fentes des roches dans la zone recouverte à chaque marée, n'est connu que depuis peu d'années et possède cependant déjà une histoire assez longue et passablement compliquée.

L'animal avait été découvert à Polperro (Cornouailles), par F. Smith, et existait sans dénomination dans les collections du British Museum [1], lorsqu'il fut retrouvé par Bonnaire en 1878, en France à l'île de Ré, sous des pierres profondément envasées et en compagnie de l'*Aëpus Robinii*. Signoret créa pour lui le nom d'*Aëpophilus Bonnairei* et le décrivit une première fois, sans figure, dans les *Annales de la Société entomologique de France*, [2] puis une seconde fois, avec une planche, dans le *Tijdschrift voor Entomologie* [3].

La description de Signoret fut reproduite dans le *Synopsis des Hémiptères* du Dr Puton et en Angleterre par J.-W. Douglas [4].

R. Koehler observa l'*Aëpophilus* à Jersey (dans la baie de Saint-Clément, vis-à-vis du rocher de la Mothe) et lui consacra en 1885

1. O. Waterhouse, *Note on Aëpophilus Bonnairei a genus and species of Hemiptera new to Britain* (*the Entomologist's monthly Magazine*, vol. XVIII, p. 145, december 1881). London, 1881-82.

2. Signoret, *Note sur l'Aëpophilus Bonnairei* (*Annales de la Soc. entomologique de France*, 5e série, t. IX, *Bulletin*, p. 63, Paris, 1879).

3. Signoret, *Genre Aëpophilus* (*Tijdschrift voor Entomologie uitgegeven door de Nederlandsche entomologische Vereeniging*, 23 te deel, Jaarg, 1879-80, pl. 1, fig. 1 à 9, S'Gravenhage, 1880).

4. Douglas, *Aëpophilus Bonnairei a remarkable new Hemipterous Insect* (*the Entomologist's monthly Magazine*, vol. XVI, pages 68-69, August, 1879, London, 1879-80).

une notice intéressante [1]. Suivant cet auteur, l'Hémiptère ne peut respirer que pendant la marée basse et jamais aucune bulle d'air n'adhère à son corps lorsqu'il est submergé.

Ed. Marquand signale l'*Aëpophilus* sur les rochers de Mousehole, près de Penzance (Cornouailles) [2]; enfin, P. Maisonneuve l'a trouvé en grande abondance à Belle-Ile-en-Mer [3].

D'après une lettre que le Dr Maisonneuve a bien voulu m'écrire à ce sujet, en décembre 1889, l'*Aëpophilus* serait assez largement répandu sur la côte française; en effet, aux localités citées plus haut, il faudrait ajouter le Pouliguen (Loire-Inférieure), Piriac (id.) et Saint-Jean-du-Doigt, près de Plougasnou (Finistère).

Les individus pris en été sont toujours immatures, ce n'est qu'au mois d'octobre que l'on rencontre les exemplaires complètement développés. Suivant les observations de mon savant collègue d'Angers, il faut séparer ou fendre les blocs de roches pour capturer l'intéressant Insecte qui se loge constamment dans des interstices si étroits qu'il est impossible de s'en emparer sans faire éclater la pierre.

D. — Diptères.

Je doute qu'il existe des Diptères qui, à l'état parfait, passent une partie de leur existence sous l'eau. On voit bien, de juillet en septembre, apparaître en grande quantité sur les plages, par exemple sur les plages de la Hollande et de la Belgique [4], un petit Muscien, l'*Actora aestuum* Meig [5], se posant sur le sable mouillé et jusque sur l'écume des dernières vagues; mais je ne sache pas que les mœurs de l'Insecte soient connues.

Quant aux larves de Chironomides trouvées à Roscoff par Grube [6] dans des endroits recouverts à marée haute, au *Chironomus ocea-*

1. Kœhler, *Sur un Hémiptère marin, l'Aëpophilus Bonnairei Sign.* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, t. C, n° 2, p. 126-128, 1885).
2. Marquand, *Aëpophilus Bonnairei* (*the Entomologist's monthly Magazine*, vol. XXIII. p. 169-170, January, 1887, London, 1886-87).
3. Maisonneuve, *la Faune de Belle-Ile-en-Mer* (*Bulletin de la bibliothèque scientifique de l'Ouest*, 2e année, 2e partie, n° 8. p. 105, 1889).
4. Snellen van Vollenhoven, *De Dieren van Nederland. Gelede Dieren*, p. 539, Haarlem, 1860.
5. Macquart, *Histoire naturelle des Insectes diptères* (suites à Buffon), t. II, p. 500, Paris, 1835.
6. Grube, *op. cit.*, p. 138.

nicus [1] décrit par A. Packard, enfin aux *Chironomus* aussi observés sur la côte du Boulonnais par Moniez [2], ce sont des Diptères aquatiques à l'état larvaire, comme notre vulgaire *Ch. plumosus* L. Il peut-être fort intéressant de signaler leur présence dans l'eau de mer, cependant il est évident qu'ils ne rentrent pas dans la catégorie d'animaux dont je tente de dresser le catalogue.

E. — Thysanoures.

Anurida maritima Laboulbène. — Découverte en Danemark par Ström et décrite par lui sous le nom de *Podura ambulatoria cauda carens*, retrouvée en immense quantité par Guérin-Méneville, en France, en Normandie, au Tréport, dans la région submergée à chaque marée [3]; Guérin l'appela *Achorutes maritimus*; citée sous le même nom par P. Gervais [4], puis sous la dénomination d'*Anoura maritima* par Nicolet [5] et par Gosse [6]; nommée définitivement *Anurida* par Laboulbène [7], qui l'observa en abondance au Havre, puis à Arromanches (Calvados), et lui consacra une notice assez étendue, signalée par Grube dans son travail sur Saint-Malo et Roscoff [8], capturée à Jersey par Sinel [9], trouvée aux États-Unis, d'abord par Packard [10] à Salem, Nantucket, Newjersey, etc., sous les pierres et dans d'autres endroits situés plus bas que le niveau de la marée haute, puis par A. Ryder [11] à Wood's Holl (Massachusetts),

1. Packard, *On Insects inhabiting Salt Water* (*Proceed. and Communic. of the Essex Institute*, vol. VI, p. 41, Salem, 1869). Cité par Packard dans : *On Insects inhabiting Salt Water*, n° 2. (*Americ. Journ. of Science and Arts*, vol. I, Feb., 1871).

2. R. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., p. 48 du tiré à part.

3. Guérin-Méneville, *Iconographie du règne animal de Cuvier*, texte explicatif, t. III. page 11, 1829-1844 (les observations de Guérin datent de décembre 1836).

4. Gervais, *Histoire naturelle des Insectes aptères* (suites à Buffon), t. III, p. 439, Paris, 1844.

5. Nicolet, *Essai sur une classification des Insectes aptères de l'ordre des Thysanures* (sic) (*Annales de la Soc. entomol. de France*, p. 388, 1847).

6. Gosse, *A Manual*, etc., *op. cit.*, part. II, page 216.

7. Laboulbène, *Recherches sur l'Anurida maritima, Insecte thysanoure de la famille des Podurides* (*Annales de la Soc. entomologique de France*, série 4, tome IV, p. 705 et suiv., pl. 11, fig. 1 à 20, 1864).

8. Grube, *op. cit.*

9. Capture indiquée par R. Moniez.

10. Packard, *Synopsis of the Thysanura of Essex County* (*Mass.*). *Annual Report of the Peabody Academy of Science*, page 28 du tiré à part, July, 1873), Packard ayant fait examiner des spécimens américains par J. Lubbock, ceux-ci se sont trouvés identiques à la forme européenne.

11. Ryder, *the Development of Anurida maritima* Guérin (*American Naturalist*. vol. XX, p. 299, pl. XV, fig. 1 à 10, March, 1886).

dans des conditions analogues; indiquée comme abondante à Wimereux (Pas-de-Calais), par A. Giard [1], et sur toute la côte du Boulonnais, par R. Moniez [2].

Les observations de Guérin-Méneville, de Laboulbène et surtout celles de Moniez permettent de se faire une idée nette du seul détail qui nous intéresse ici spécialement dans la biologie des *Anurida*; je veux parler de la submersion à marée haute.

Au moment où le flot monte, les *Anurida* se réfugient dans les retraites dont les vagues ne pourront les arracher. Au Havre et à Arromanches, ces retraites sont constituées, suivant Laboulbène, par les fissures étroites que présentent les roches. Sur la côte du Boulonnais, dit Moniez, les *Anurida* s'entassent dans les fentes existant entre les Balanes et dans les coquilles vides de ces Cirripèdes.

Une fois à l'abri et recouverts par une couche liquide plus ou moins épaisse, comment ces animaux résistent-ils à une longue submersion? Guérin-Méneville, qui s'était posé la question, suppose qu'ils « retiennent l'air nécessaire à leur respiration au moyen des poils qui couvrent leur corps ». Tous ceux qui ont eu l'occasion d'observer ces Thysanoures ont constaté, en effet, que, lorsque le vent les entraîne à la surface des flaques, ils flottent sur l'eau sans jamais y enfoncer, « portés qu'ils sont par la couche d'air qui les enveloppe [3] ».

Cette couche d'air les accompagne dans leurs habitations temporaires et contribue évidemment à leur rendre l'existence moins pénible pendant la durée d'une marée: mais, pas plus que pour les autres Arthropodes qui se laissent submerger, elle n'est indispensable, les *Anurida* privées de zone gazeuse supportant aisément une submersion prolongée. Moniez s'exprime comme suit à ce sujet : « Quand en agitant fortement l'eau qui les porte, on réussit à détacher la couche d'air qui les enveloppe et à faire couler quelques *Anurida* à fond, elles résistent longtemps à ces nouvelles conditions; elles paraissent s'engourdir, mais on les voit marcher de temps à autre sur le fond. »

Lipura debilis Moniez. — Découverte par R. Moniez à la Pointe-

1. Giard, *Sur un nouveau genre de Collembola marin et sur l'espèce type de ce genre Actaletes Neptuni* Gd. (*le Naturaliste*, 11e année, 2e série, n° 53, page 123, 15 mai 1889).
2. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., *op. cit.*, p. 43 du tiré à part.
3. Moniez, *op. cit.*, p. 46 du tiré à part.

aux-Oies, près d'Ambleteuse (Pas-de-Calais), sous les Fucus et dans les interstices des Balanes [1].

Isotoma crassicauda Tullberg. — Découverte par Tycho Tullberg en Suède, d'abord sur la côte de l'île de Gottland, puis en Scanie [2], retrouvée en abondance en Écosse par Reuter [3], observée sur le rivage du Boulonnais en 1889 par A. Giard, qui crut constater un type nouveau et lui donna le nom d'*Actaletes Neptuni* [4], enfin étudiée en dernier lieu, dans la même région des côtes françaises, par R. Moniez [5].

Giard et Moniez ne sont pas d'accord sur la station de cette *Isotoma*. Le premier dit que l'animal se tient sous les rochers de la zone des Laminaires, tandis que, pour le second, le Thysanoure fréquente des roches qui découvrent pendant longtemps à toutes les marées. Quoi qu'il en soit, sèche, l'*Isotoma crassicauda* flotte sur l'eau, grâce à une enveloppe d'air; mouillée par le choc des vagues, elle plonge et nage très bien. Moniez a constaté qu'elle pouvait rester plusieurs jours sous l'eau sans paraître affaiblie [6].

Isotoma littoralis Moniez. — Trouvée sur la côte du Boulonnais par Moniez sous les Fucus revêtant des roches que chaque marée met à nu [7].

Isotoma maritima Tullberg. — Trouvée en Suède, où elle est commune sous les Algues, par Tycho Tullberg [8], revue par Oudemans en Hollande [9], observée enfin par Moniez au Portel, dans une région très basse immergée pendant les marées faibles [10].

Xenilla maritima Tullberg. — Pour J. Lubbock, cette forme est probablement identique à l'espèce décrite par Otto Fabricius sous le nom de *Podura maritima* [11].

Fabricius s'exprime comme suit au sujet des mœurs : *Habitat frequens ad littora super aquam marinam in cavernis rupium æstu*

1. Moniez, *op. cit.*, p. 42 du tiré à part.
2. Tullberg, *Sveriger Podurider* (*Kongl. Svenska vetenskaps Akademiens Handlingar*. Stockholm, 1871-72).
3. Reuter, *Collembola and Thysanura found in Scottland in the Sommer of 1876* (*the Scottish Naturalist*, p. 204-208, 1880), cité par Moniez.
4. Giard, *Sur un nouveau genre de Collembola marin*, etc., *op. cit.*
5. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., *op. cit.*, p. 34 du tiré à part.
6. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., *op. cit.*, p. 36 du tiré à part.
7. Moniez, *op. cit.*, p. 32.
8. Tullberg, *Sveriger Podurider*. *op. cit.*, p. 47.
9. Cité par Moniez.
10. Moniez, *op. cit.*, p. 31.
11. Otto Fabricius, *Fauna Groenlandica*. p. 212, n° 179, Hafniæ et Lipsiæ, 1780.

remanentem ubi continuo salit, non tamen se submergens. Sub fluxu maris littora petit, mare pacatum expectans.

Si les observations d'O. Fabricius concernaient bien réellement la Xenilla de Tullberg, celle-ci serait incontestablement une Podurelle marine. Cependant Moniez émet des doutes quant à l'identité des deux espèces : la *Xenilla maritima*, malgré son nom, et quoiqu'elle ait été découverte d'abord par Tullberg sous des algues roulées, n'a jamais été indiquée dans la zone que recouvre le flot. D'un autre côté, on l'a capturée loin de la mer à Filipstad, en Suède et dans l'intérieur de l'île de Jersey [1].

Le *Machilis maritima* Leach. et le *Campodea staphylinus* Westw. s'observent aussi sur les côtes rocheuses de l'Océan ou de la Manche, mais, ainsi que Giard le fait remarquer, ces deux espèces habitent une zone supérieure rarement baignée par la mer [2].

F. Arachnides.

a. — *Chernetes ou Pseudo-Scorpions.*

Garypus Beauvoisi Savigny [3], d'Égypte et probablement de tout le pourtour de la Méditerranée. Forme d'assez grande taille puisqu'elle atteint six millimètres de longueur, et véritablement marine.

Eugène Simon en sépare les deux espèces suivantes : *G. littoralis* et *G. Bravaisi*, qu'il considère comme distinctes.

Garypus littoralis L. Koch [4]. — Eugène Simon [5] s'exprime de la façon suivante au sujet de cet animal : « Le *Garipus littoralis*, qui est, en Europe, le géant des *Cheliferidae*, a un habitat très restreint; il se trouve exclusivement à Bonifacio, au pied des falaises, sous les pierres éboulées ou sous les Fucus et les Zostères. » Puis il ajoute, en note, en parlant du *G. Beauvoisi*, que celui-ci se distingue aisément du *G. littoralis* par son tibia de la patte-mâchoire convexe au bord interne.

1. Citée de Jersey par G. Brook. D'après des renseignements fournis à Moniez par Sinel, à qui l'on doit la capture, la *Xenilla* aurait été prise dans l'intérieur et non à la côte.

2. Giard, *Sur un nouveau genre de Collembola marin*, etc., *op. cit.*

3. Savigny, *Description de l'Égypte*, 2e édition, *Histoire naturelle*, t. II, 1826, et Gervais, *Hist. nat. des Insectes aptères*, atlas, pl. XXV, fig. 3, d'après Savigny.

4. Koch, *Ueber Darstellung der europaïschen Chernetiden*, p. 40, Nürnberg, 1873.

5. E. Simon, *les Arachnides de France*, tome VII, page 48, Paris, 1879.

Garypus Bravaisi P. Gervais [1]. — Vit dans les mêmes conditions que les précédents, sur les rivages de l'Algérie. Découvert par Aug. Bravais, qui l'avait trouvé au milieu de Zostères rejetées par la mer [2]; cité d'Oran et de Constantine.

Eug. Simon [3] dit que *G. Bravaisi* se distingue de *G. littoralis* par la dépression antérieure médiane du céphalothorax, « plus profonde avec les bords épais et relevés en forme de bourrelets ».

Obisium maritimum Leach. — Découvert par *C. Prideaux* parmi les pierres du rivage sur la côte occidentale d'Angleterre, puis décrit par Leach [4].

Pour Eug. Simon [5], l'*Obisium maritimum* de Leach, dont la description donnée par l'auteur anglais est tout à fait insuffisante, doit probablement être rapporté à l'une des deux espèces du même genre qui habitent le midi de l'Angleterre : *O. lubricum* L. Koch ou *O. Cambridgei* L. Koch. O. *Cambridgei* a, du reste, été capturé à Villers-sur-Mer par L. Bedel et à Dieppe par A. Grouvelle [6].

Grube [7] a aussi décrit et représenté un *Obisium maritimum* trouvé sur une roche, au Fort-Royal, près de Saint-Malo, par une forte marée. Malgré la similitude de nom, il est très probable que cet animal n'appartient pas à l'espèce de Leach. En effet, si l'hypothèse d'Eug. Simon quant à l'identité entre *O. maritimum* de Leach et *O. lubricum* ou *O. Cambridgei* est soutenable, il est impossible d'admettre la même assimilation pour l'*Obisium* de Grube qui, d'après R. Moniez, offre surtout dans la pince des caractères distinctifs incontestables.

Obisium littorale Moniez. — Deux individus de cette forme nouvelle et intéressante ont été découverts par R. Moniez au Portel, près de Boulogne-sur-Mer [8]. L'*O. littorale* vit « dans les petites cavités des roches éboulées au pied de la falaise et couvertes par les Fucus; ces roches sont mises à sec à toutes les marées, mais la

1. Gervais, *Annales de la Société entomologique de France*, t. XI, *Bullet.*, p. 45, 1842.
2. P. Gervais, *Histoire naturelle des insectes aptères*, *op. cit.*, t. III, p. 84, Paris, 1844.
3. Simon, *les Arachnides de France*, *op. cit.*, p. 48, en note.
4. Leach, *Zoological Miscellany*, *op. cit.*, vol. III, p. 52.
5. Simon, *op. cit.*, p. 67.
6. Eug. Simon, *les Arachnides de France*, *op. cit.*, p. 64.
7. Grube, *op. cit.*, p. 119.
8 Moniez, *Sur un Pseudo Scorpion marin* (*Revue biologique du Nord de la France*. 2e année, n° 3, décembre, p. 102, 1889).

couche de Fucus qui les revêt les entretient dans un état constant d'humidité ».

Le soin avec lequel l'auteur a étudié l'espèce qu'il décrit nous fait exprimer l'espoir qu'il pourra réunir les matériaux d'une revision serrée des Pseudo-Scorpions marins.

L'*O. littorale* (huit individus) vient d'être retrouvé par J. Sinel à l'île de Jersey. L'Arachnide y vit dans les mêmes conditions qu'au Portel. Les exemplaires étaient en compagnie du *Geophilus submarinus* et de l'*Aëpus marinus* [1].

b. — *Aranéides.*

Argyroneta aquatica Clerck. — L'Argyronète paraît avoir été étudiée pour la première fois en 1736 en Hollande (*sic*) par Ch. de Geer [2]; ses mœurs furent observées ensuite, en 1744, en France, par le P. Alphand, père de l'Oratoire, par J.-A. Le Large de Lignac, religieux du même ordre, et par Lieutaud de Trois-Villes; l'ensemble des résultats obtenus par ces trois personnes fut résumé par de Lignac dans un petit mémoire qui excita un vif intérêt [3]: Linné [4], puis Clerck [5], l'étudièrent en Suède, Walckenaer [6] aux environs de Paris et de Laon; A. Menge [7] lui consacra plusieurs passages de son travail sur la vie des Araignées et représenta l'appareil respiratoire. En 1867, je publiai moi-même une notice intitulée *Observations sur l'Argyronète aquatique* [8]. Émile Blanchard [9] figura l'Aranéide et parla de ses mœurs d'après des exemplaires que je lui avais envoyés; enfin, tous les auteurs d'ouvrages un peu étendus sur les Arachnides ou de traités généraux de zoologie signalent cette forme curieuse à l'attention du lecteur.

Sans entrer dans de longs détails, je rappellerai que l'Argyronète

1. Moniez, *Acariens et Insectes marins, op. cit.*, page 1 du tiré à part (en note).
2. De Geer, *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, IVe Mémoire, tome VII, pages 303 et suiv. Stockholm, 1778.
3. De Lignac, *Mémoire pour servir à commencer l'histoire des Araignées aquatiques*, Paris, 1749.
4. Linné, *Fauna suecica*, 1re édit., p. 491. Cité par Walckenaer.
5. Clerck, *Svenska Spindlar* (*Aranei suecici*), page 143, Stockholm, 1757.
6. Walckenaer, *Histoire naturelle des Insectes aptères* (suites à Buffon), tome II, p. 378, Paris, 1837.
7. Menge, *Ueber die Lebensweise der Arachniden*, page 32, pl. II, fig. 6 (*Neueste Schriften der Naturforschendengesellschaft in Danzig*, 4 Bd. 1 Hft, 1843).
8. Plateau, *Observations sur l'Argyronète aquatique* (*Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e série, t. XXIII, n° 2, 1867).
9. E. Blanchard, *Métamorphoses, mœurs et instincts des Insectes*, p. 680, Paris, 1868.

est, en quelque sorte, le type des Arthropodes à respiration aérienne circulant sous l'eau en emportant une couche d'air bien visible et brillante adhérant à une portion de la surface du corps. Les parties revêtues d'air sont ici l'abdomen entier et la face ventrale du céphalothorax.

J'ai démontré expérimentalement, dans ma notice citée plus haut, l'exactitude d'une hypothèse émise par G.-R. Treviranus [1], savoir que l'adhérence de la couche d'air était due exclusivement à la présence de poils délicats.

c. — *Acariens.*

Nous passerons naturellement sous silence les *Hydrachna* et les *Atax* d'eau douce, les *Pontarachna* et les *Nautarachna* marines qui sont des Acariens essentiellement nageurs passant *toute leur vie* dans l'eau, ainsi que le singulier groupe des Halacarides composé d'Acariens marins, toujours submergés et pouvant s'observer à des profondeurs variant de 5 à 50 brasses, pour ne nous occuper que des formes qui se laissent submerger momentanément ou qui habitent la zone couverte par la marée haute.

J'ai puisé presque tous les renseignements dans l'excellent mémoire de R. Moniez déjà fréquemment cité, aussi serai-je fort bref [2].

Bdella vulgaris H. (*Var. littoralis* Moniez), plus grande que la *B. vulgaris* de l'intérieur des terres. Se voit souvent sur les Fucus de la côte du Boulonnais. S'observe aussi plus haut [3].

Bdella marina Packard. — Trouvée plongée dans l'eau, sur la côte de New Jersey, par A.-E. Verrill [4].

Eupalus sanguineus Trouessart. — E.-L. Trouessart a fait connaître cette espèce, qui vivrait en commensal sur le *Balanus balanoides* [5].

Rhyncholophus rubripes Trouessart. — Décrit pour la première

1. Treviranus, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur*. Vierter Band, p. 163, Gottingen, 1814.
2. Comme pour les groupes précédents, j'ai vérifié autant que possible toutes les sources.
3. Moniez, *Acariens et Insectes marins, op. cit.*, p. 21 du tiré à part.
4. Packard, *Notes on Saltwater Insects*, n° 3 (*American Naturalist.*, p. 286, August, 1881). Suivant Moniez, les caractères publiés par Packard sont insuffisants.
5. Trouessart, *Notes sur les Acariens marins recueillis par M. Giard*, au laboratoire maritime de Wimereux (*Comptes rendus, Acad. des sciences de Paris*, t. CVII, p. 753, 1888).

fois par Trouessart [1], qui le considère comme vivant sur le *Balanus balanoides*. Suivant Moniez, le *Rh. rubripes* se rencontre surtout un peu plus haut, sur les roches qui restent longtemps découvertes. Très commun sur toute la côte du Boulonnais [2].

Trombidium? fucicolum Brady. — Trouvé en Irlande à Roundstone Bay, au milieu des algues et dans la zone des marées, par D. Robertson [3]. Les échantillons récoltés étant en mauvais état, Brady exprime des doutes quant au genre.

Pachygnathus notops Gosse. — Serait abondant sur les algues à Balta Sound (Shetland) [4].

Pachygnathus Seahami Hodge. — Recueilli par Hodge sur la côte de Durham, puis par Brady dans la zone des marées, sur des algues à Sunderland, dans les îles Sorlingues et sur la côte d'Irlande [5].

Pachygnathus minutus Hodge. — Serait, d'après Brady, une forme immature [6].

Oribates globulus Nic. — D'après Moniez [7], s'observe parfois sous les pierres que recouvre la marée, mais vit normalement sur la côte du Boulonnais, dans la zone qui reste toujours à sec.

Oribates marina Dujardin. — Forme douteuse citée par P. Gervais [8] comme trouvée par Dujardin dans l'eau de mer, à Lorient.

Uropoda Orchestiidarum Th. Barrois. — Commensal des Talitres et des Orchesties [9], *Talitrus locusta*, *Orchestia littorea*, *O. Deshaiyesi*. Trouvée en abondance par Barrois, du 15 novembre 1886 à la fin de janvier 1887, dans la baie d'Authie (Pas-de-Calais). Tous les individus étaient à l'état de nymphes fixées.

Gamasus Giardi Trouessart. — Indiqué par cet auteur comme recueilli à Wimereux par Giard. L'animal vit en commensal sur le *Balanus balanoides* [10].

1. Trouessart, *Notes sur les Acariens marins recueillis par M. Giard*, etc., *op. cit.*
2. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, *op. cit.*, p. 21 du tiré à part.
3. G.-S. Brady, *A Rewiew of the British marine Mites* (*Proceedings of the zoological Society of London*, p. 303, 1875).
4. Brady, *op. cit.*, p. 305.
5. *Id.*, *ibid.*, p. 305.
6. *Id.*, *ibid.*, p. 306.
7. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, *op. cit.*, p. 20 du tiré à part.
8. Gervais, *Histoire naturelle des Insectes aptères*, *op. cit.*, t. III, p. 254.
9. Barrois, *Sur un Acarien nouveau* (Uropoda Orchestiidarum) *commensal des Talitres et des Orchesties* (*Mémoires de la Société des sciences de Lille*, 4e série, tome XV, 1887).
10. Trouessart, *Notes sur les Acariens marins recueillis par M. Giard*, etc., *op. cit.*

Gamasus littoralis Canestrini. — Déjà cité par Linné [1] comme se rencontrant parmi les pierres sur les côtes d'Europe, répond probablement au *G. maritimus* décrit par Laboulbène [2], retrouvé par Canestrini dans la lagune de Venise [3], enfin capturé au Portel, côte du Boulonnais, par Moniez [4].

Gamasus fucorum de Geer. — Suivant R. Moniez [5], c'est simplement le *G. coleoptratorum* ou l'espèce commune qui, à l'état de nymphe, vit sur divers Coléoptères, et en particulier sur les Géotrupes. Habitant ordinairement l'intérieur des terres, ce Gamase peut aussi s'observer en abondance sous les pierres et les Fucus envahis par la mer à marée haute. Serait identique à la forme décrite par Laboulbène [6] sous le nom de *G. salinus*.

Le fait d'Acariens terrestres recueillis vivants sous une couche d'eau d'une certaine épaisseur a été signalé plusieurs fois, et des expériences effectuées par Moniez [7] à l'aide des *Glycyphagus spinipes*. *Tyroglyphus farinae* et *T. longior* prouvent que ces animaux résistent parfaitement à une longue immersion dans l'eau de mer.

Zercon marinus Brady. — Décrit sous le nom de *Gamasus marinus* par Brady [8], qui le trouva en grande quantité près de Sunderland, dans les fentes des roches submergées par la marée. Très commun sous les Fucus recouvrant les blocs qu'envahit le flot, le long de toute la côte du Boulonnais [9].

Nörneria (*Scyphius*) *halophila* Laboulbène. — Découverte par Coquerel près de Brest et décrite par Laboulbène sous la dénomination de *Gamasus halophilus* [10]. Retrouvée sur la côte du Boulonnais par Moniez, sous les Fucus et sur les pierres que couvre la marée.

V. — *Résistance des Arthropodes exclusivement terrestres à la submersion.*

Bien que dressée avec beaucoup de réserve, l'énumération qui

1. Linné, *Systema Naturae*, édit. 13, tome I, part. V, p. 2930.
2. Laboulbène, *Description de quelques Acariens et d'une Hydrachne* (*Société entomologique de France*, 2ᵉ série, t. IX, p. 295, 1851).
3. Cité par Moniez.
4. Moniez, *op. cit.*, p. 11 du tiré à part.
5. Moniez, *op. cit.*, p. 4 du tiré à part.
6. Laboulbène, *Description de quelques Acariens et d'une Hydrachne, op. cit.*
7. Moniez, *op. cit.*, p. 27 du tiré à part.
8. Brady, *A Review*, etc., *op. cit.*, p. 307.
9. Moniez, *op. cit.*, p. 14.
10. Laboulbène, *op. cit.*

précède comprend 46 genres et près de 80 espèces distinctes. Je disais, au commencement du § IV, que cette liste n'était évidemment ni complète ni exempte d'erreurs. Cependant, quelles que soient ses imperfections, elle suffit par son étendue et par la variété des types qu'elle renferme, pour démontrer qu'*à l'état de nature* un grand nombre d'Arthropodes trachéates à respiration aérienne passent sans inconvénient de longues heures sous l'eau douce ou sous l'eau de mer.

Les animaux de notre liste ont des mœurs telles qu'ils recherchent le bord des eaux, les plantes aquatiques, etc., et qu'ils sont, par suite, naturellement exposés à être submergés. Mais la propriété curieuse qu'ils nous offrent ne tient ni à une structure spéciale de leur appareil respiratoire, ni à l'existence d'une couche d'air adhérente qui, du reste, peut manquer, ni à la présence d'un vernis protecteur dont on a plusieurs fois invoqué le rôle; c'est une propriété générale à tous les Arthropodes non branchiés. *Tous ou à peu près tous résistent remarquablement longtemps à l'asphyxie*, de sorte que la plupart des Myriopodes, des Insectes et des Arachnides exclusivement terrestres placés dans les mêmes conditions que les formes littorales ou paludicoles, pourraient, sans périr, supporter une immersion prolongée et, n'était la question de l'alimentation, arriveraient sans trop de difficulté à s'adapter à une existence aquatique, pourvu que, comme au bord de la mer, il y ait des périodes d'exposition à l'air alternant avec des périodes de submersion[1].

Quoique cette propriété soit connue, j'estime qu'elle ne l'est pas assez et que R. Moniez exagère quelque peu lorsqu'il dit : « Depuis longtemps, l'extrême résistance des Insectes à l'asphyxie est devenue un fait classique pour les physiologistes[2]. » L'étonnement qui a accueilli la découverte des Myriopodes marins indique suffisamment qu'il est utile de rappeler les résultats obtenus par les anciens observateurs, ainsi que les recherches spéciales que j'ai publiées en 1872[3].

1. Des faits inverses, mais d'une valeur analogue, ont été constatés chez des Crustacés amphipodes qui, primitivement aquatiques, se sont complètement adaptés à la vie terrestre. Voyez à ce sujet : Th. Barrois. *De l'adaptation de l'Orchestia littorea à la vie terrestre* (*Bull. Soc. zool. de France*, XIII, séance du 10 janvier 1888, p. 19), et Jules de Guerne, *les Amphipodes de l'intérieur et du littoral des Açores* (même recueil, XIV, p. 353, séance du 12 novembre 1889).

2. Moniez, *Acariens et Insectes marins*, etc., *op. cit.*, p. 28, en note.

3. Plateau, *Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques*, 2e partie (*Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e série, t. XXXIV, nos 9-10, 1872).

Afin d'abréger et de dépasser le moins possible les limites que j'ai assignées au travail actuel, je laisserai de côté les observations concernant la résistance des Arthropodes dans des gaz délétères pour ne parler que de la résistance des Animaux plongés sous l'eau.

Aristote avait déjà constaté que les Insectes maintenus sous l'eau s'engourdissent, mais il ne semble pas avoir poussé ses observations au delà. Les expériences plus modernes de Newport [1] sont presque aussi défectueuses; l'éminent naturaliste, voyant, lorsque les Insectes terrestres étaient plongés dans l'eau, leurs mouvements cesser au bout de quelques minutes, considérait ce symptôme comme indiquant l'asphyxie à peu près complète; il les retirait aussitôt du liquide, puis les voyait nécessairement tous revenir à la vie active au bout de peu d'instants. Newport était loin de se douter de la résistance vraiment remarquable des Insectes terrestres à la submersion.

D'autres expérimentateurs antérieurs à Newport ont mieux opéré et mieux vu : Lyonet [2] a maintenu sous l'eau des chenilles de *Cossus ligniperda* pendant 18 jours sans réussir à les tuer; elles avaient repris leurs mouvements moins de deux heures après avoir été retirées du liquide.

G.-R. Treviranus [3] a constaté que la chenille du *Cossus* entièrement submergée vivait encore après vingt-quatre heures et qu'une larve d'*Oryctes nasicornis* n'était pas morte après sept heures. Enfin, H. Straus Durckheim [4] a pu maintenir impunément dans les mêmes conditions des Hannetons durant quatre-vingt-quatre heures.

J'ai déjà rappelé plus haut (§ II) que P. Gervais avait conservé sous l'eau des Géophiles vivants pendant un et deux jours, et (§ IV) que Moniez s'est assuré de la longue résistance d'Acariens terrestres à la submersion; certaines espèces supportent ces conditions exceptionnelles pendant plus de 8 jours.

Dans ma notice publiée en 1872 [5] j'ai longuement expliqué les

1. Newport, *On the Respiration of Insects* (*Philosophical Transactions*, année 1836, 2e partie, page 560).
2. Lyonet, *Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule*, p. 78, La Haye, 1762.
3. Treviranus, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, Vierter Band*, p. 151, Göttingen, 1814.
4. Straus Durckheim, *Considérations générales sur l'Anatomie comparée des Animaux articulés*, p. 309, Paris, 1828.
5. *Recherches physico-chimiques, op. cit.*, p. 7 et suiv. du tiré à part.

précautions que j'employais pour empêcher les animaux de remonter à la surface, tout en les maintenant au sein d'une masse d'eau assez grande en contact direct avec l'atmosphère. J'ai insisté aussi sur ce fait, que lorsqu'on les a retirés du liquide et essuyés, *il faut souvent attendre longtemps* avant de voir la vie se manifester de nouveau. Je renvoie le lecteur à ce travail pour tous ces détails utiles et je me borne ici à indiquer les résistances *maxima* que j'ai constatées après des essais variés.

Carabus auratus......................	a résisté	71 h. 30
Anchomenus angusticollis................	—	38 h.
Dromius quadrimaculatus................	—	36 h.
Loricera pilicornis......................	—	36 h.
Aphodius inquinatus	—	50 h. 30
Aphodius fimetarius....................	—	50 h. 30
Geotrupes stercorarius	—	96 h.
Oryctes nasicornis..................	—	96 h.
Melolontha vulgaris....................	—	61 h.
Hylobius abietis.....	—	96 h.
Agelastica Alni........................	—	72 h.

Ainsi, des Coléoptères essentiellement terrestres, *sans couche d'air*, peuvent rester sous l'eau douce pendant trois et même quatre fois vingt-quatre heures, sans autre inconvénient qu'un engourdissement profond.

Chose curieuse et que j'ai démontrée dans le même Mémoire, par de nombreuses expériences, la résistance des Coléoptères et Hémiptères aquatiques nageurs qui, la plupart du temps, emportent avec eux une couche d'air, est beaucoup moins considérable.

Afin de faire ressortir les grandes différences qui se manifestent en faveur des Insectes terrestres, j'ai mis en regard dans le petit tableau qui suit les résultats fournis par quelques Insectes aquatiques et par des Insectes terrestres de tailles et de volumes analogues.

Durée de la submersion après laquelle l'insecte aquatique était mort.		Durée de la submersion après laquelle l'insecte terrestre revenait encore à son activité première.	
Dytiscus marginalis.........	65 h. 30	Oryctes nasicornis...........	96 h.
Agabus bipustulatus........	6 h. 10	Silpha opaca................	24 h.
		Coccinella septem-punctata....	12 h.
Hyphydrus ovatus........ ..	21 h.	Agelastica Alni....	72 h.
Hydroporus palustris	15 h. 30	Aphodius inquinatus..........	50 h. 30
Haliplus elevatus..........	11 h. 5	Dromius quadrimaculatus.....	36 h.
Gyrinus natator...........	3 h.	Loricera pilicornis...........	36 h.
		Aphodius fimetarius..........	50 h. 30

L'explication que j'ai proposée autrefois de ce fait en apparence

étrange, me paraît encore exacte : l'Insecte aquatique que l'on maintient artificiellement sous l'eau, étant muni d'organes de natation, se donne beaucoup de mouvement, montant, descendant, tournoyant sans cesse. Cette activité doit être accompagnée d'une dépense très grande du côté respiratoire. Chez un *Dytiscus*, les échanges entre les gaz du sang et l'air renfermé sous les élytres sont rapides; cet air s'appauvrit vite en oxygène et se charge de gaz carbonique qui agit bientôt, non pas seulement comme gaz impropre à la respiration, mais comme gaz nuisible par lui-même.

Au contraire, l'Insecte terrestre maintenu sous l'eau reste à peu près immobile; ses stigmates sont fermés et il en est réduit à l'utilisation de l'air contenu dans ses trachées; mais l'immobilité bientôt absolue détermine dans les échanges de gaz un ralentissement tout à fait favorable à une submersion prolongée.

Il suffit d'avoir observé les mouvements désordonnés du *Gyrinus natator* emprisonné sous l'eau et l'immobilité presque totale de l'*Aphodius fimetarius* dans les mêmes conditions, pour comprendre pourquoi le premier meurt au bout de trois heures, tandis que le second vit encore après cinquante heures [1].

Mais alors, dira-t-on, si les Arthropodes trachéates aquatiques normalement recouverts sous l'eau d'une couche d'air maintenue soit par des poils, soit par des élytres meurent plus vite par submersion que les Insectes terrestres, à quoi bon ce revêtement de gaz?

La réponse me semble fort simple : il ne faut pas oublier qu'*à l'état de liberté* les Trachéates d'eau douce ne restent jamais bien longtemps sous l'eau sans venir renouveler leur provision d'air à la surface. Ainsi, d'après D. Sharp [2], le *Pelobius Hermanni* ne prolonge généralement pas la submersion plus d'une heure, l'*Hydroratus clypealis* peut rester sous l'eau un peu moins de deux heures, l'*Hyphydrus ovatus*, une heure, l'*Agabus bipustulatus*, trente-deux minutes au maximum, etc. La couche d'air qu'ils emportent avec eux leur permet de continuer, pendant cette période relativement courte, des mouvements respiratoires actifs et les maintient dans

1. On ne peut objecter ici que l'*Aphodius* étant un lamellicorne possède un système trachéen muni de vésicules nombreuses, tandis que celui des Gyrins n'en présente pas; la bulle d'air, relativement volumineuse, que le Gyrin entraîne avec lui compense, et au delà, la plus grande capacité de l'appareil respiratoire de l'Insecte terrestre.

2. Sharp, *Observations on the respiratory Action of the carnivorous Water Beetles* (Dyticidae). (*Journal of the Linnean Society. Zoology*. vol. XIII, 2 nov. 1876.)

les mêmes conditions vitales que s'ils étaient directement placés dans l'atmosphère, leur évitant l'engourdissement rapide et profond qui saisit les Arthropodes terrestres.

Quant aux Arthropodes des plages, chez la plupart desquels l'existence de la couche d'air a été signalée, celle-ci les met à même de résister aux premières vagues et de trouver le temps de regagner une retraite sûre; mais elle ne suffit pas pour les maintenir à l'abri d'un commencement d'asphyxie, ou mieux, des effets d'un ralentissement très grand dans les échanges respiratoires; car, bien que le séjour dans leur prison temporaire ne dure pas beaucoup plus de six heures, tous ceux qui ont été observés par des naturalistes suffisamment attentifs étaient engourdis au début de la marée descendante, et il leur fallait quelque temps pour reprendre leur activité primitive.

VI. — *Conclusions.*

1° Il existe le long des côtes d'Europe (Suède, Danemark, Angleterre, France) deux Géophilides marins, *Geophilus* (*Scolioplanes*) *maritimus Leach* et *Geophilus* (*Schendyla*) *submarinus Grube*, submergés à chaque marée.

2° La propriété offerte par ces Myriopodes marins n'a rien d'extraordinaire; les Géophilides essentiellement terrestres peuvent résister dans l'eau de mer 12, 27, 65 et 72 heures et, dans l'eau douce, 6, 14 et 15 jours.

3° On connaît actuellement un grand nombre d'Arthropodes (Insectes et Arachnides) non nageurs, à respiration aérienne, fréquentant les plages ou le bord des eaux et se laissant submerger. La liste que j'ai dressée comprend 46 genres et près de 80 espèces. Il est probable que des observations ultérieures permettront de l'allonger encore.

4° La résistance des Myriopodes marins, des Insectes et des Arachnides halophiles ou paludicoles à la submersion ne tient ni à une structure spéciale de l'appareil respiratoire, ni à l'existence d'une couche d'air adhérente qui peut manquer, ni à la présence d'un vernis protecteur; c'est une propriété générale aux Arthropodes non branchiés qui tous, ou presque tous, résistent remarquablement longtemps à l'asphyxie. Ainsi nos Coléoptères terrestres peuvent rester sous l'eau douce pendant trois et même quatre

fois vingt-quatre heures, sans autre inconvénient qu'un engourdissement profond.

5° Les Insectes nageurs qui, comme les Coléoptères dytisciens, emportent avec eux une couche d'air, résistent *moins longtemps* à la submersion que les Insectes exclusivement terrestres. La cause de cette infériorité semble résider dans l'activité plus grande des Insectes aquatiques au sein de l'eau, activité qui détermine une consommation plus rapide de la provision d'oxygène.

6° La couche d'air adhérente à la surface du corps des Arthropodes nageurs leur permet, pendant leur *court* séjour sous l'eau, de continuer des mouvements respiratoires énergiques et d'éviter ainsi l'engourdissement qui saisit les Arthropodes terrestres submergés.

7° Enfin, la couche d'air qu'emportent les Arthropodes des plages les met seulement à même de résister aux premières vagues et de trouver le temps de gagner une retraite. Mais, ici, la submersion étant forcément assez longue, la couche d'air ne suffit pas pour maintenir les animaux à l'abri d'un commencement d'asphyxie se traduisant par un engourdissement plus ou moins complet.

DES FORMES EXTÉRIEURES DU CACHALOT

Par MM. G. POUCHET et F.-A. CHAVES.

(Planche IX.)

Les formes extérieures du Cachalot ont été complètement méconnues jusqu'en ces derniers temps et toutes les représentations classiques, même les figures illustrant les ouvrages de ceux qui les avaient vu pêcher étaient inexactes, représentant l'animal avec l'extrémité de la tête aplatie et comme coupée carrément [1].

L'un de nous a eu enfin l'occasion de photographier deux Cachalots tués sur la côte de San Miquel des Açores, et qui permettent de fixer définitivement les traits extérieurs de cet animal aussi célèbre que peu connu Nous nous bornons à reproduire ces photographies, les premières photographies scientifiques qui aient été faites du Cachalot, et à en donner ici la légende explicative.

La figure 1 représente un Cachalot mesurant 15 m. 50, vu de face. Il a été piqué au nez. Il est retenu à la côte par une ligne attachée au fer un peu tordu du harpon. Une chaîne a été passée, selon la règle habituelle des pêcheurs, à travers cette portion rétrécie du museau (un peu au-dessus et en avant de l'extrémité de la lèvre supérieure), que l'un de nous a désignée sous le nom d'*étrave*.

L'animal est vu par la face ventrale et un peu obliquement (l'appareil photographique étant sur la rive), en sorte que seul le lobe de la queue un peu recourbé vers la face ventrale est dans un plan exactement perpendiculaire à l'objectif. L'œil correspond, comme l'un de nous l'a indiqué, au diamètre transversal maximum de l'animal [2]. La mâchoire entr'ouverte est un peu tombée par son propre poids [3].

1. L'un de nous a déjà signalé ailleurs et rectifié par des croquis originaux l'inexactitude de ces représentations (Pouchet et Beauregard, *Recherches sur le Cachalot*, dans les *Nouv. Arch. du Museum*, p. 6. et suiv. et pl. I), dont il faut excepter toutefois la figure (aspect ventral) donnée par de Santis.

2. *Loc. cit.*

3. Il est peu probable, quoi qu'on ait dit ou figuré (voy. Scammon), que le Cachalot puisse l'ouvrir davantage.

Dans la gouttière formée par la lèvre supérieure, et où se loge à moitié la mâchoire inférieure, on voit les trous dans lesquels se placent les dents de celle-ci. Vers la commissure des lèvres, la peau de l'animal est blanche avec des taches noires éparses. L'animal présente également sur le côté de la lèvre supérieure, sous la mâchoire inférieure et vers l'anus, de larges surfaces blanchâtres.

Sous la mâchoire, au niveau et un peu en arrière de la commissure, on distingue (en A sur les croquis ci-joint) les deux sillons jugulaires parallèles, profonds, un peu irréguliers, analogues aux sil-

Fig. 1.

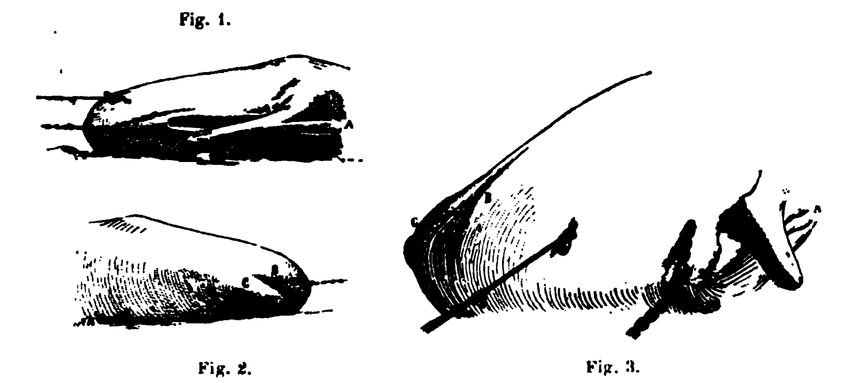


Fig. 2. Fig. 3.

lons jugulaires divergents de l'Hyperoodon, et que l'un de nous a signalés pour la première fois.

Mais on remarquera surtout la proéminence considérable du museau, qui dépasse chez le Cachalot adulte de près de deux mètres l'extrémité du maxillaire supérieur, laquelle correspond exactement à celle du maxillaire inférieur.

La fig. 2 montre le même individu vu par la face dorsale : le lobe caudal, pour la raison indiquée plus haut, est vu en raccourci. On distingue la nageoire dorsale peu saillante et fort reculée en arrière. L'évent (en C) est très visible avec son extrémité postérieure incurvée transversalement. A gauche de l'évent, on voit également sous la forme d'un sillon bien accusé la dépression considérable (en B) signalée et figurée pour la première fois par l'un de nous [1].

Fig. 3. Le même individu vu par la face antérieure. L'œil est très

1. *Loc. cit.* — Plus en arrière, sur la même figure, on voit un autre Cachalot dont le découpage est déjà avancé. L'estomac fait une saillie globuleuse considérable à travers une plaie de l'abdomen.

visible (sur le cliché) à la partie culminante, au niveau des jambes du baleinier. On distingue les deux plis jugulaires (en A). On voit bien le détail de la tache blanche de la joue gauche et l'arête tranchante que forme la mâchoire, supérieure vers la commissure des lèvres. On distingue également le sillon médian du plancher buccal et on remarquera que la langue, ne dépassant pas le niveau des branches divergentes de la mâchoire, reste invisible. En avant de la bouche, on voit très bien l'étrave où le trou a été pratiqué, selon l'usage constant des baleiniers, pour passer la chaîne qui sert à retenir la prise.

Le sillon (B) à gauche de l'évent est très prononcé. L'extrémité antérieure de ce sillon correspond à l'espace compris entre les deux nœuds de la ligne frappée sur le fer du harpon. Tout au sommet de la tête, on a la vue fuyante des deux lèvres de l'évent (C); la lèvre droite fait une saillie très marquée. Cet aspect frontal de l'animal s'explique par la figure qui le représente vu de dos et *vice versa*.

Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

COULOMMIERS. — Imp. P. BRODARD et GALLOIS.

LE PLACENTA DES RONGEURS

Par Mathias DUVAL.

LE PLACENTA DU LAPIN (SUITE ET FIN [1].)

HISTORIQUE ET CRITIQUE.

Les faits que nous avons minutieusement étudiés sur le placenta en voie de développemeut chez le lapin, nous paraissent devoir leur principal intérêt à cette considération qu'ils pourront servir à mieux faire comprendre la nature du placenta humain. A cet égard notre conviction est déjà faite. Pour comprendre que chez les primates l'organe de la nutrition fœtale doit son origine à une formation plasmodiale ecto-placentaire, il nous a suffi de parcourir, parmi les innombrables mémoires publiés sur le placenta, ceux dans lesquels le revêtement épithélial des villosités a été plus particulièrement étudié, et a été décrit comme présentant une disposition plasmodiale. Tels sont les travaux de Ahlfeld [2], de Kollmann [3], Langhans [4], Blacher [5], et surtout le travail plus récent de Kastschenko [6].

1. Voy. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, juillet 1889, p. 309; novembre 1889, p. 573; janvier 1890, p. 1.
2. Ahlfeld, *Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies* (*Arch. fur Gynækologie*, 1878, Bd XIII, Hft. 2).
3. Kollmann, *Die menschlichen Eier von 6mm Grösse* (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1879. *Anat. Abtheil*, p. 276).
4. Th. Langhans, *Ueber die Zellschicht des menschlichen Chorion* (*Beitrg. z. Anat. u. Embryol. als Festgabe J. Henle*, Bonn, 1882, p. 69).
5. K. Blacher, *Noch ein Beitrag zum Baue der menschlichen Eihullen* (*Arch. f. Gynækologie*, 1879; Bd XIV, Hft. 1).
6. N. Kastschenko, *Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta* (*Arch. f. Anat. u. Phys. — Anat. Abtheil.*, 1885, p. 451). Dans ce remarquable travail, l'auteur arrive aux conclusions suivantes : « L'épithélium des villosités choriales du placenta humain est formé par une masse plasmodiale de protoplasma parsemé de noyaux (p. 463); une partie de cette masse se divise en cellules bien différenciées qui forment la couche profonde du revêtement; la couche superficielle, la plus considérable, restant à l'état plasmodial (p. 469), les gros éléments dits cellules de la sérotine dérivent de ladite couche plasmodiale (p. 476). »

Le moment n'est pas venu encore pour nous d'analyser ces travaux, et de les comparer avec ceux qui donnent pour ces mêmes formations des interprétations différentes, mais comme la plupart des auteurs de ces diverses interprétations ont pris, pour base de leurs études du placenta humain, l'analyse du placenta du lapin, nous devons nous livrer ici à une revue critique très détaillée de tout ce qui a été écrit sur le placenta de ce rongeur.

On ne saurait attacher une importance trop grande à cette revue critique. Il ne suffit pas de produire une nouvelle conception de la composition et de la formation du placenta, il faut chercher pourquoi et comment les autres anatomistes ne sont pas arrivés aux mêmes résultats. Ici, comme dans presque toutes les questions de ce genre, la cause des erreurs est facile à signaler; c'est que les auteurs ne se sont pas attachés à avoir à leur disposition des séries complètes de préparations, je veux dire par là non seulement une collection sériée, sans lacunes, d'utérus d'un même animal à toutes les époques de la gestation, mais encore, pour chaque pièce, non pas une ou deux coupes, mais la série complète de l'organe débité en minces tranches, de façon à ne pas être exposé, ainsi que l'a fait Ercolani par exemple (voy. ci-après la critique à propos de son mémoire de 1877, Pl. I, fig. 1), à décrire, pour une portion placentaire des cotylédons utérins, une partie prise en réalité à côté, en dehors du lieu où se forme le placenta. Pour ma part j'ai consacré plus de cinq ans à réunir les matériaux qui font l'objet des présentes études sur le placenta des rongeurs; avec les séries complètes que je possède, il n'y a plus besoin d'hypothèse, il n'y a qu'à décrire les faits tels qu'ils se présentent dans leur série naturelle. La méthode est laborieuse; elle est terre à terre en ce sens qu'elle ne laisse aucune intervention à l'imagination; mais elle est absolument sûre. Son degré de sûreté sera, au cours de cette étude critique, mis en pleine évidence par l'analyse du mémoire récent de Ch. Sedgwick Minot. Nous y verrons que cet auteur, qui a publié sur le placenta du lapin la monographie la plus importante et la plus consciencieuse, s'est cependant complètement égaré dans l'interprétation des faits, parce que quelques stades de l'évolution (du neuvième au onzième jour) lui ont manqué, et que c'est précisément dans ces stades que se font les transformations les plus essentielles.

Nous avons déjà passé en revue tout ce qui, comme historique et

critique, est relatif à la période de formation de l'ectoplacenta (travaux de Masquelin et Swaen, Hensen, Van Beneden et Julin, etc.); nous aurons à revenir à cet égard sur divers mémoires d'Ercolani, que nous n'avons pu consulter que récemment dans le texte original. Nous avons également résumé les opinions de Strahl; mais il nous faut donner encore une mention à un tout dernier mémoire, où cet auteur s'occupe spécialement de la formation de notre lame ectoplacentaire [1]. A propos des opinions nouvelles émises sur cette formation, il ne cite que le travail de Masius, quoique ce dernier auteur eût parfaitement respecté les droits de priorité qui résultent en ma faveur de mes premières communications à la Société de biologie. Il ne me cite (p. 208) qu'à propos de la disparition de l'épithélium utérin, en ajoutant, avec raison du reste, qu'il attend de ma part une publication plus explicite pour juger la question. J'espère que la série des présents mémoires sera de nature à le satisfaire, et à le convaincre que sa figure 14 (pl. VII des *Archives*) n'est pas conforme à la réalité des faits observés par moi aussi bien que par Masius. Il va sans dire que Strahl persiste dans sa première opinion, c'est-à-dire à voir dans la formation ectoplacentaire une production de l'épithélium utérin, opinion qu'il a récemment formulée à nouveau dans une note [2], où il a dit : « Dans le placenta de divers mammifères on rencontre des masses protoplasmiques particulières se colorant fortement, parsemées de nombreux noyaux, masses dont l'origine a été très diversement interprétée... Chez les carnassiers ces formations protoplasmiques, dites *syncytiums*, dérivent de l'épithélium utérin, et forment une masse destinée à revêtir les villosités choriales. C'est ce que démontrent les coupes du placenta du chat vers le milieu de la durée de la gestation : on y voit ce syncytium prendre naissance par une transformation spéciale de l'épithélium glandulaire; il arrive ainsi à constituer au-dessus des glandes une couche continue; les villosités choriales atteignent bientôt cette couche, et, par leur accroissement, s'en forment un revêtement particulier. »

1. H. Strahl, *die Anlagerung des Eies an die Uteruswand* (*Arch. f. Anatomie und Physiol. — Anatom. Abtheil.* 1889. *Supplement-Band.*, p. 197). (Ce mémoire fait suite à celui précédemment cité, et paru dans le fascicule 3-4 de ce même volume des mêmes Archives.)

2. H. Strahl, *zur Vergleichenden Anatomie der Placenta* (*Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der dritten Versammlung in Berlin, Oktober 1889*. Jena, 1889, p. 15).

Ceci étant ajouté pour compléter l'historique relatif à la période d'apparition de la lame ectoplacentaire, c'est de l'histoire et de la critique relatives au remaniement et à l'achèvement de cet ectoplacenta que nous devons nous occuper actuellement. Les faits précédemment décrits à cet égard se rapportent à une série de formations qui, dans leur ordre d'importance, peuvent être classés de la manière suivante : A, tubes et canalicules ectoplacentaires : leur nature, leur origine; B, couche plasmodiale endovasculaire; C, les cellules vésiculeuses; D, la vésicule ombilicale (invagination de son hémisphère supérieur; atrophie et résorption de son hémisphère inférieur).

A. — *Tubes et canalicules ectoplacentaires.*

L'ensemble des formations dérivées de l'ectoplacenta (tubes, puis canalicules ectoplacentaires) correspond à ce que la plupart des auteurs ont désigné, chez le lapin, sous le nom de *portion fœtale du placenta*. Cette dénomination a été donnée, parce que cette portion seule reçoit et contient les vaisseaux fœtaux, qui, d'après tous les auteurs, auraient pénétré dans un terrain maternel. Or il se trouve que cette dénomination de *portion fœtale* est aujourd'hui plus justifiée encore, car non seulement cette portion renferme des vaissaux fœtaux, mais encore elle ne renferme que des tissus d'origine fœtale, savoir des éléments mésodermiques et des éléments ectodermiques; aucun tissu d'origine utérine n'est présent dans cette portion, qui ne renferme, comme éléments maternels, que le sang de la mère, circulant dans des sinus dont les parois sont d'origine fœtale. Ce que nous avons donc à passer en revue ici, ce sont les différentes manières de voir des auteurs sur la constitution de cette portion fœtale, et spécialement sur les parois plasmodiales (tubes, puis canalicules) qui circonscrivent les cavités où circule le sang maternel, cavités dépourvues d'endothélium.

On conçoit facilement que les dispositions complexes de ces parties ont été à peine entrevues par les embryologistes du commencement de ce siècle. Dans sa monographie sur le développement du lapin [1], Bischoff s'exprime en ces termes : « Je n'ai pu étendre

1. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kanichen-Eies. Braunschweig*, 1842, p. 137. Cette monographie a été traduite par Jourdan à la suite du *Traité du développement de l'Homme et des Mammifères*, de Bischoff, Paris, 1843. (Voir la page 697.)

directement mes recherches à la structure du placenta de la lapine. Les observateurs qui m'ont précédé, non plus que Baer et Coste, ne nous fournissent aucune lumière à cet égard. D'après les recherches d'Eschricht (*De organis quæ nutritioni et respirationi fœtus animalium inserviunt*, Copenhague, 1837, p. 21), la portion utérine et la portion fœtale du placenta des rongeurs se composent d'innombrables feuillets entrelacés les uns dans les autres et parcourus par des vaisseaux sanguins, qui appartiennent, ceux de la première à la membrane muqueuse de la matrice, ceux de la seconde au chorion, et dans lesquels les vaisseaux ombilicaux et les vaisseaux utérins se réduisent en un réseau capillaire très délié. Je puis au moins alléguer à l'appui de cette assertion qu'au moment où le placenta va se produire, par conséquent lorsque l'allantoïde s'applique aux renflements utérins, la face interne de ces renflements, tapissée par le chorion, se trouve soulevée en une multitude de petits plis très bas, qui sont parcourus par un réseau vasculaire délié. Il semble que le placenta ne doive naissance qu'à un développement plus considérable de ces plis. »

C'est seulement à partir de 1870, avec les travaux d'Ercolani, de Mauthner, de Godet, et enfin de Masquelin et Swaen, que la structure intime du placenta de la lapine fut l'objet de recherches microscopiques. Après avoir cité les travaux de ces auteurs, Kœlliker (*Embryologie*, trad. franç., 1882, pages 375 et 376) s'exprime ainsi : « Les résultats obtenus par tous les observateurs mentionnés sont d'ailleurs tellement contradictoires, que de nouvelles recherches seront nécessaires pour bien faire comprendre la structure compliquée du placenta du lapin ». Nous croyons que nos études ont épondu à ce désidératum exprimé par l'illustre embryologiste : il nous reste à discuter les opinions émises dans les mémoires auxuels il fait allusion, et dans bien d'autres publiés depuis 1882. Pour plus de clarté dans la discussion, nous reproduirons les figures es plus significatives des auteurs en question, car le plus souvent ce sont ces figures qui nous permettront de comprendre quels stades ont été étudiés par ces auteurs et quelles formations ont été l'origine de leurs interprétations.

a. Ercolani. — C'est par Ercolani que nous devons commencer, non seulement d'après l'ordre chronologique, mais encore en raison du nombre et de l'importance de ses mémoires. A propos de l'origine de la lame ectoplacentaire nous avons déjà présenté quelques

observations sur son mémoire de 1868. Nous n'y reviendrons pas. Depuis cette époque Ercolani a publié quatre autres grands mémoires (1870, 1877, 1880, 1883), sur le placenta des divers mammifères, et dans chacun d'eux il emprunte à l'étude du placenta du lapin une partie des éléments de ses démonstrations. Malheureusement nous devons déclarer que la nature de l'évolution de ce placenta lui a complètement échappé. C'est ce qui va ressortir d'une rapide étude critique de ses travaux. Nous avons fait cette étude d'une manière aussi consciencieuse que possible, nous appliquant de tous nos efforts à bien comprendre la pensée de l'auteur, ce qui n'était pas toujours facile [1].

1° A partir de son mémoire de 1870 [2] Ercolani abandonne son ancienne idée d'après laquelle le placenta résulterait de l'entrée des villosités choriales dans les glandes de la muqueuse utérine; il continue cependant à désigner, sous le nom d'organe glandulaire, la part que la muqueuse utérine prend à la constitution du placenta; seulement cet organe glandulaire n'est pas une glande; c'est une néoformation cellulaire, à morphologie très variable selon les animaux, qui entoure et englobe les villosités choriales ou les fins réseaux vasculaires provenant de ces villosités. Sur l'origine de cette néoformation cellulaire, il varie d'opinions, à diverses époques. En 1870, sa manière de voir sur cette question est la suivante.

« L'élément maternel du placenta est toujours un organe glandulaire de nouvelle formation. Le processus qui préside à sa formation s'éloigne complètement de ceux selon lesquels se forment les organes glandulaires ordinaires; mais, de même que l'élément cellulaire épithélial est la forme initiale la plus simple de tout organe glandulaire, de même la cellule de nouvelle formation, qu'elle présente ou non la forme arrondie qu'elle a dans la sérotine humaine, est la forme initiale du nouvel organe glandulaire du placenta. Cet élément cellulaire dérive d'une prolifération du tissu connectif sous-épithélial de l'utérus. » (Ercolani, 1870, p. 58 des Conclusions.)

1. Dans son travail de 1883, Ercolani se plaint de n'avoir pas toujours été bien compris. Aujourd'hui encore, dit-il (p. 18), on m'attribue des opinions que je n'ai jamais eues, que je n'ai même jamais songé à considérer comme admissibles; et il cite comme exemple les passages où Charpentier (*Traité pratique des accouchements*, 1883, I, 184) a essayé de résumer sa manière de voir sur le placenta humain.

2. G.-B. Ercolani, *Sul processo formativo della porzione glandulare o materna della Placenta*. Bologna, 1870. (*Mémoires de l'Acad des Sc. de l'Inst. de Bologne*, 2e série, tome IX.)

Les éléments qu'il emprunte, pour cette démonstration, au placenta du lapin sont représentés par deux figures qu'il donne de ce placenta, l'une au début de sa formation, l'autre à la fin de la gestation. Sa première figure (fig. 1 de sa pl. VI), reproduite ci-contre (fig. IV), n'est pas facile à interpréter : il nous semble qu'il a confondu les glandes en voie d'atrophie (en *e d*) et les vaisseaux utérins avec leur adventice de cellules vésiculeuses (*c*, *c*). Nous y reviendrons. Au contraire sa seconde figure (fig. 2 de sa pl. VI) nous paraît relativement très exacte : elle montre qu'Ercolani a



Fig. IV. — (Ercolani, 1870, pl. VI, fig. 1.) Légende d'Ercolani : « Section verticale de la superficie fœtale d'un placenta de lapine dans les premiers jours de sa formation, à un grossissement de 250 diamètres : — *a*, cellules de la sérotine qui se forment contre le chorion ; — *b*, vides au milieu de la couche de ces cellules, formés par la pénétration des villosités choriales ; — *c*, anciens follicules utérins énormément développés dans lesquels entrent les villosités choriales au début de la formation du placenta ; — *d*, un de ces follicules coupé longitudinalement et montrant la destruction de l'épithélium ; — *e*, même destruction dans les couches superficielles épithéliales des villosités ; — *f*, tissu connectif sous-épithélial de la muqueuse dans les points où se formera l'hyperplasie placentaire. »

nettement observé la constitution du placenta à terme, mais qu'il n'en a pas interprété les éléments d'une manière conforme à la réalité. Nous reproduisons ci-après (fig. V), ce dessin, avec la légende de l'auteur. En le comparant à notre figure 65, il est facile de donner la véritable interprétation des choses, nous sommes en présence d'un complexus canaliculaire vide de sang maternel ; en *d* sont les restes de la paroi plasmodiale des canalicules ectoplacentaires ; en *a* est un confluent fœtal de ces canalicules, au niveau duquel les parties correspondantes des canalicules ont conservé une épaisse paroi plasmodiale (*b*, *b*) ; en *c* la lumière des capillaires

fœtaux : sur la partie gauche supérieure de la figure, qui représente les mêmes parties coupées transversalement ou obliquement, il est facile, en comparant avec notre figure 64, de reconnaître également la signification des parties, c'est-à-dire en *f*, *f*, la lumière des capillaires fœtaux et en *e* les restes des parois plasmodiales (infidèlement représentés). En lisant la légende de l'auteur, on verra combien son interprétation est en contradiction avec la nôtre. C'est avec l'étude de ces deux stades extrêmes (début et fin) qu'Ercolani s'efforce d'expliquer le développement des parties constituantes du placenta. « Sur la figure 1 (fig. IV, ci-dessus) on voit, dit-il page 35, les grands corpuscules de tissu conjonctif néoformé (en *f*, *f*) délimiter les cavités folliculaires (*d*, *c*) dans lesquelles entrent les villosités. Nombreuses sont à cet effet les ouvertures à la surface fœtale du placenta (*b*), ouvertures circonscrites par une couche de cellules arrondies (*a*) peu différentes, en forme et en dimensions, de celles qui forment les couches épithéliales de revêtement des nombreux et volumineux follicules qu'on trouve à cette époque dans le placenta de la lapine... Il suffit de comparer cette figure avec la figure 2 (fig. V, ci-contre), qui représente une semblable section du placenta de la lapine, mais à l'état d'achèvement, pour avoir aussitôt une idée nette des changements considérables qui se sont produits dans cet organe pendant son évolution, et qui consistent principalement dans la disparition apparente des villosités choriales et dans la présence de touffes vasculaires à trajet sinueux. Je dirai brièvement comment se produit ce changement remarquable. Les courtes et grosses villosités, non encore vasculaires du chorion, qui ont pénétré la superficie, arrivent bientôt dans les cavités infundibuliformes de la muqueuse utérine : alors l'épithélium modifié de l'ancienne muqueuse et celui des villosités choriales se ramollissent simultanément et se dissolvent, tandis que, dans le tissu conjonctif sous-jacent à larges mailles, se forment par places des cellules rondes, de volume moyen, analogues à celles de la sérotine humaine, cellules qui sont clairsemées à cette première période. En même temps que les épithéliums se détruisent, les villosités choriales se vascularisent et se transforment rapidement en riches touffes de vaisseaux ondulés qui s'insinuent entre les cellules du tissu conjonctif hyperplasié et de nouvelle formation, et parmi lesquelles on observe de ces grandes cellules rondes analogues à celles du placenta humain... Par les progrès du développement la

portion fœtale ou vasculaire du placenta de la lapine prend une énorme extension, et, à la fin de son évolution, tout le placenta n'est formé que d'un admirable entrelacement de vaisseaux sinueux développé au beau milieu des cellules de la sérotine, cellules qui se sont modifiées en prenant de nouveau les apparences de grands corpuscules de tissu conjonctif : ces corpuscules (*e*, *f*, *d*, fig. V), avec leurs prolongements, entourent étroitement et embrassent les anses vasculaires sinueuses, leur formant une enveloppe continue d'éléments simplement cellulaires, qui représentent la portion

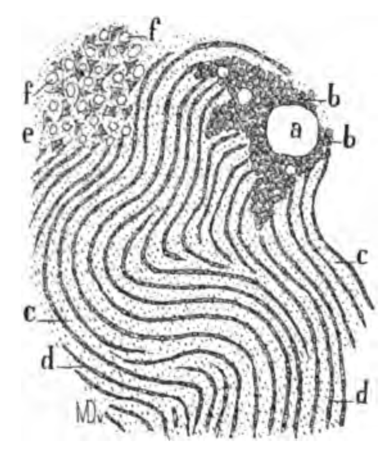


Fig. V. — (Ercolani, 1870, pl. VI, fig. 2.) Légende d'Ercolani : « Section verticale de la superficie fœtale du placenta complètement formé de la lapine, à un grossissement de 250 diamètres : — *a*, orifice des vaisseaux fœtaux qui du chorion entrent dans le placenta ; — *b*, cellules de la sérotine sous-jacentes au chorion ; — *c*, intrications des vaisseaux de la portion fœtale du placenta qui sont entourés d'un fin réseau de tissu conjonctif hyperplasié représentant la portion maternelle du placenta ; — *d*, corpuscules de ce tissu, mieux visibles sur la section horizontale (transverse) représentée en *e* et *f* ; — *e*, ces corpuscules vus sur une section oblique ; — *f*, lumière des vaisseaux du placenta fœtal coupés perpendiculairement à leur axe. »

maternelle du placenta dans sa forme primordiale chez les autres animaux et dans l'espèce humaine. »

« Ainsi, continue l'auteur (p. 36), le placenta de la lapine, au début de sa formation, a la signification d'un organe glandulaire provenant d'une modification de la muqueuse préexistante ; mais cette forme est de peu de durée : l'élément anatomique de nouvelle formation (les grands corpuscules de tissu connectif), qui avait déjà eu une si grande part, au début, à la transformation de la muqueuse primitive en follicules glandulaires, prend progressivement un développement en rapport direct avec les vaisseaux

fœtaux, en passant par une période pendant laquelle ces cellules acquièrent les caractères des éléments anatomiques qui constituent la sérotine humaine. Le fait singulier, c'est que, si dans les premiers moments ils ont la forme d'un organe glandulaire, cet état disparaît bien vite, et l'organe glandulaire, sur le placenta achevé, est représenté, chez la lapine, par le seul élément essentiel ou primordial du nouvel organe glandulaire, c'est-à-dire par les cellules de la sérotine. Ainsi ce qui s'observe dans l'espèce humaine et chez divers mammifères seulement au début de la formation du placenta, à savoir les rapports immédiats des villosités choriales avec les cellules de nouvelle formation, ou cellules de la sérotine, se rencontre comme dernier terme du développement et de l'achèvement du placenta de la lapine. Les cellules de la sérotine, dans l'un et l'autre cas, dérivent du tissu connectif sous-muqueux : dans le placenta humain elles ont une forme arrondie particulière qui se retrouve identique chez les divers rongeurs, tandis que chez la lapine, après avoir acquis cette forme, elles la perdent par la suite du développement pour reprendre celle de corpuscules ordinaires du tissu conjonctif, et cette dernière forme était nécessaire puisque les cellules de la sérotine sont appelées, chez la lapine, à former un réseau riche et compact autour des capillaires fœtaux, ainsi qu'on le voit facilement dans les parties dans lesquelles les vaisseaux fœtaux sont coupés transversalement (fig. V, en *e*, *f*). Sur la superficie fœtale du placenta achevé, et aux points où les gros vaisseaux du chorion (*a*, fig. V) se subdivisent pour pénétrer dans le placenta (*c c*) il reste une masse de ces cellules arrondies (*b b*) qui conservent la forme arrondie des cellules de la sérotine. »

La lecture attentive de ces citations montre bien que l'auteur désigne sous le nom de cellules de la sérotine, chez le lapin, les restes de la paroi plasmodiale des tubes et canalicules ectoplacentaires, mais en confondant l'origine de ces éléments avec celle des cellules vésiculeuses. Il ne pouvait en être autrement, du moment qu'il n'avait pas sous les yeux des préparations représentant tous les stades de cette évolution si complexe. C'est ce dont il a du reste parfaitement conscience quand il ajoute (p. 37) : « Je ne me dissimule pas qu'une étude attentive et minutieuse de ces transformations successives, suivies de jours en jours, laisse ouvert un large champ d'étude pour d'importantes observations ultérieures, et je suis heureux de laisser ce champ libre à qui sera en état d'en-

treprendre l'œuvre que je n'ai pu faire, et qui certainement sera fertile en résultats de premier ordre. »

Et cependant Ercolani avait eu sous les yeux et a figuré un des états intermédiaires qui auraient pu combler ces lacunes. Cet état

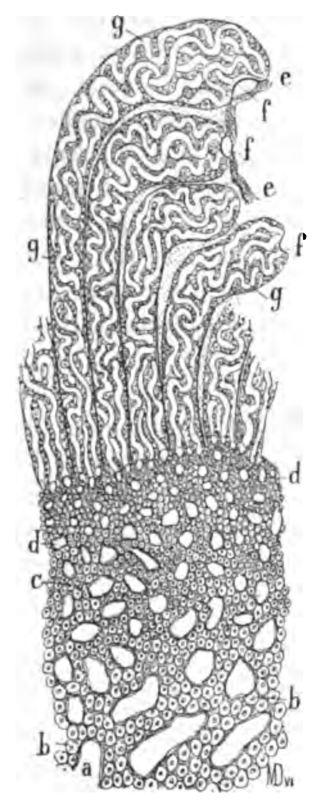


Fig. VI. — (Ercolani, 1870, Pl. V, fig. 3.) Légende d'Ercolani : « Section verticale de toute la superficie fœtale du placenta du lièvre : — *a*, cavités, et *b*, lames de la sérotine; — à mesure qu'on se rapproche de la superficie fœtale du placenta les lames de la sérotine s'amincissent (en *c*), et les cellules qui les composent diminuent notablement de volume; — *e*, chorion; — *f*, ouvertures par lesquelles entrent les vaisseaux du chorion; ces vaisseaux se divisent aussitôt en franges vasculaires à trajet sinueux (*g*), ces subdivisions vasculaires sont entourées d'une fine couche de cellules de la sérotine, cellules qui font suite à celles des lames sous-jacentes. »

lui a été donné par une coupe non du placenta du lapin, mais du placenta du lièvre : telle est la figure 3 de sa planche V, que nous reproduisons ci-dessus (fig. VI) et dans laquelle on reconnaît facilement en *f* les confluents fœtaux des tubes ectoplacentaires en train de se diviser en canalicules (en *g*, *g*); en *d*, *d*, est la couche vésiculeuse intermédiaire, en *c*, *b* et *a*, la couche des gros sinus

utérins avec le tissu des cellules vésiculeuses vaso-adventices. Mais Ercolani considère toutes ces parties comme de même nature, il ne voit partout que ses cellules de la sérotine, comme le montre l'explication qu'il donne de la figure en question, et, au lieu de voir dans ce placenta de lièvre un stade intermédiaire entre les deux stades extrêmes qu'il a étudiés chez le lapin, il y voit un placenta achevé, ce qui lui fournit l'occasion de dire : « Le placenta du lièvre est très intéressant à divers points de vue : il a notamment une disposition anatomique bien différente de celle du placenta du lapin, ce qui montre bien que la valeur et l'importance des analogies et des différences dans la structure du placenta dans les espèces diverses est d'une bien faible signification, puisque ici, dans deux espèces aussi voisines, où on pouvait vraisemblablement s'attendre à rencontrer des dispositions identiques, comme par exemple on l'observe entre le chien et le chat, nous trouvons au contraire de profondes différences. » Or, il ne nous a pas été donné d'étudier le placenta du lièvre; mais, dès maintenant, nous appuyant sur les figures qu'en reproduit Ercolani, nous pouvons assurer que cet organe est le même sur le lièvre et le lapin, seulement, ce qu'Ercolani a pris pour un placenta achevé de lièvre, est un placenta vers les stades moyens de son évolution, c'est-à-dire à l'état de tubes ectoplacentaires en voie de se diviser en complexus canaliculaires.

2° Dans son mémoire de 1877 [1] Ercolani précise d'une façon plus nette encore sa conception de la néoformation placentaire, c'est-à-dire ses idées sur les formations cellulaires dans lesquelles il confond et englobe aussi bien l'ectoplacenta que les cellules vésiculeuses intermédiaires ou vaso-adventices. Mais du moins y a-t-il progrès dans ses observations, car cette fois enfin il ne prend plus les vaisseaux utérins pour des glandes ou des cryptes de nouvelle formation, et il se rend bien compte de l'importance de l'adventice de cellules vésiculeuses apparues autour de ces vaisseaux.

« Autrefois, dit-il (1877, p. 9), j'inclinais à croire que les cellules de la néoformation placentaire auraient pour origine une transformation des corpuscules du tissu conjonctif sous-muqueux de l'utérus; mais à cette même époque Romiti m'avait fait remarquer

1. G.-B. Ercolani, *Sull' unità del tipo anatomico della placenta nei Mammiferi e nell' umana specie e sull' unità fisiologica della nutrizione dei feti in tutti i vertebrati.* Bologna, 1877.

que Waldeyer pensait que ces nouveaux éléments cellulaires proviendraient des parois des vaisseaux utérins. Pendant longtemps aucune observation décisive ne me permit de choisir à coup sûr entre ces deux opinions... Il est évident (p. 11) que pour chercher avec certitude l'origine de ces cellules de la caduque il n'y avait pas d'autre moyen que d'étudier des utérus tout au début de la gestation, et c'est seulement dans ces derniers temps que j'ai pu faire ces recherches sur l'utérus gravide d'une lapine précisément dès la première apparition de la formation placentaire. Ce moment est très fugace et difficile à saisir. J'en donne un dessin dans la figure 1 de la planche I; on y voit représentée avec grande exactitude une section transversale de l'utérus gravide d'une lapine environ quinze jours après la conception; un simple coup d'œil y fait reconnaître trois parties nettement distinctes, qui sont : en *a* la musculature de l'utérus; en dedans de celle-ci, fait saillie le néoplasme placentaire en *c*, *c*; enfin au-dessus de celui-ci, en *d*, est représentée l'ancienne muqueuse tuméfiée et en voie de destruction.

« En examinant attentivement ces parties, deux faits intéressants sautent aux yeux : d'une part on voit que les vaisseaux utéro-placentaires (*b*) ont un calibre presque double de celui des vaisseaux utérins dont ils proviennent (*a'*), et que cependant leurs parois ne présentent aucun des caractères anatomiques qui permettent de distinguer les artères des veines; d'autre part ces vaisseaux sont enveloppés d'une couche uniforme de cellules à constitution spéciale semblable précisément à celle qui caractérise les cellules propres de la caduque sérotine et du tissu placentaire maternel (p. 12).

« Au premier abord on serait tenté de penser que ces vaisseaux, avec leur enveloppe de cellules spéciales, ne sont autre chose que les vaisseaux de la muqueuse préexistante; mais cette interprétation ne peut subsister en présence des caractères spéciaux que je viens de signaler pour les parois de ces vaisseaux, et sur lesquels je reviendrai, et surtout en présence de ce fait si facile à constater, à savoir que toute l'ancienne muqueuse utérine, avec ses cryptes glandulaires, avec sa couche connective sous-muqueuse, avec ses vaisseaux et nerfs, se montre déjà à ce stade considérablement altérée, en voie de complète destruction, et se détachant de la surface interne de l'utérus, dans la région où se forme le placenta (en *d*)... De par ces faits, il est évident que le placenta de la lapine ne peut provenir de la transformation des éléments de la muqueuse

préexistante, et que les vaisseaux utéro-placentaires, aussi bien que les couches uniformes de cellules qui les entourent, sont le résultat d'une néoformation... L'idée émise par Waldeyer sur l'origine des cellules de la sérotine se rapproche donc de la vérité, mais n'est cependant pas absolument exacte, en ce sens que les cellules en question ne proviennent pas des vaisseaux de la muqueuse utérine préexistante, mais de vaisseaux résultant eux-mêmes d'une néoformation et présentant une structure spéciale. » — Nous reproduisons (fig. VII) la figure sur laquelle Ercolani base

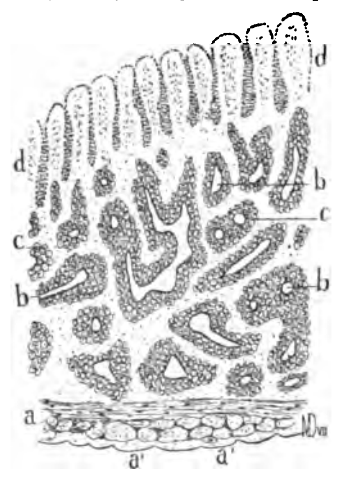


Fig. VII. — (Ercolani, 1887, Pl. I, fig. 1.) Légende d'Ercolani : « Section transversale complète d'une portion de l'utérus gravide et du placenta d'une lapine au début de la gestation : — *a*, musculature utérine ; *a'*, vaisseaux utérins ; — *b,b*, lumière des vaisseaux utéro-placentaires sectionnés dans diverses directions. De leur ensemble résulte la formation de la masse placentaire à son premier stade de développement ; — *c, c*, couche de cellules qui entourent ces vaisseaux et représentent les éléments de la caduque sérotine et du placenta ; — *d, d*, la muqueuse utérine préexistante avec sa couche vasculo-cellulaire, en voie de destruction, ces parties doivent en effet se détacher de la surface interne de l'utérus, et céder la place au néoplasme placentaire sous-jacent. »

toutes ces déductions. Il sera facile, en la comparant avec notre figure 29, de reconnaître qu'il s'agit en effet d'une coupe des saillies cotylédonaires de l'utérus (vers le dixième jour sans doute), mais d'une portion de ces saillies située en dehors de la région où adhère la lame ectoplacentaire, de sorte qu'ici Ercolani n'a pu rien soupçonner de la véritable origine du placenta fœtal (on a dû remarquer du reste qu'il ne distingue pas le placenta fœtal et le placenta maternel, ce qui est bien naturel de sa part, puisqu'il confond les cellules vésiculeuses avec les éléments cellulaires de notre ectoplacenta).

3° Dans son grand mémoire de 1880[1] Ercolani donne, des diverses phases du développement du placenta du lapin, des figures très

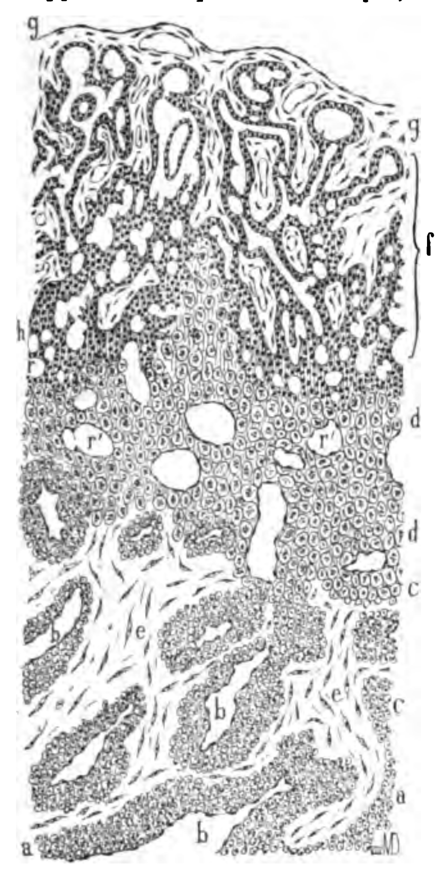


Fig. VIII. — (Ercolani, 1880, Pl. VII, fig. 3.) Légende d'Ercolani : « Développement du placenta de la lapine : — *a*, portion inférieure du placenta maternel dans le voisinage de la musculature utérine ; — *b*, lumière des vaisseaux utéro-placentaires sectionnés selon diverses directions ; — *c*, cellules périvasculaires qui les entourent ; — *e*, tissu connectif sous-muqueux ; — *r'*, vaisseaux placentaires à la superficie de la portion maternelle du placenta ; — *r*, réseau vasculaire fin et serré formé par ces vaisseaux ; les cellules périvasculaires (*d h*) se touchent et forment avec ces vaisseaux une couche cellulo-vasculaire ; — *f*, portion fœtale du placenta ; — *g*, chorion et ses vaisseaux, s'insinuant entre le réseau des vaisseaux maternels ; — *h*, vaisseaux placentaires avec leurs cellules péri-vasculaires, qui ont pris la place de l'ancienne muqueuse utérine disparue. On remarque par places la destruction des cellules déciduales. »

bonnes ; mais, tout en représentant très exactement et les cellules vésiculeuses vaso-adventices, et les cellules vesiculeuses intermé-

1. G.-B. Ercolani, *Nuove ricerche sulla placenta nei pesci cartilaginosi e nei Mammiferi e delle sue applicazioni alla tassonomia e all' Anthropogenia.* Bologne, 1880 (*Mem. dell'Academia delle Scienze di Bologna,* 13 novembre 1879).

diaires, et la formation ectoplacentaire, il ne voit dans tout cela qu'une seule et même chose, à diverses périodes d'évolution, à savoir ses cellules périvasculaires ou cellules de la caduque. Ainsi nous reproduisons ici (figure VIII) la fig. 3 de sa planche VII. L'auteur, dans l'explication des planches, n'indique pas à quel âge de la gestation correspond cette préparation; mais il est bien facile de voir, en comparant avec nos figures 30, 31 et 32, qu'il s'agit d'un placenta entre le dixième et le douzième jour. Dans la partie inférieure de la figure on voit très bien les gros sinus utérins avec leurs cellules vésiculeuses vaso-adventices (en *b* et *c*); dans la partie moyenne (en *d*, *r'r'*) on reconnaît de même une très exacte représentation des cellules vésiculeuses intermédiaires; et enfin dans la partie supérieure est la formation ecto-placentaire, c'est-à-dire les lacunes pleines de sang maternel et circonscrites par les formations plasmodiales d'origine ectodermique. Cette formation plasmodiale, Ercolani n'y voit autre chose qu'une désagrégation des cellules de la couche précédente, comme l'indique l'explication de sa figure (en *h*, dit-il, on remarque par places la destruction des cellules déciduales) et comme il l'indique dans son texte (p. 194 et 195). Et cependant, pour lui signaler la formation plasmodiale en question, Ercolani avait non seulement les descriptions antérieures de Mauthner (voir ci-après), qu'il dédaigne, mais encore celle de Romiti, dont il fait grand cas.

En effet, en 1873, dans une étude générale sur le placenta, faisant tout d'abord allusion à celui du lapin, Romiti (*Sulla struttura e sviluppo della placenta*. Rivista clinica, seria 2, anno 3, Bologna, 1873, p. 9) avait remarqué : « que la superficie de la sérotine, d'abord recouverte des résidus de l'épithélium utérin, présente comme une masse de cellules fusionnées en un protoplasma semé de noyaux ». — « Il est évident, dit Ercolani, que Romiti a décrit, mais n'a su interpréter, la désagrégation des cellules déciduales... En effet ici ce n'est pas un organe glandulaire néoformé, dérivé des cellules périvasculaires ou déciduales, qui élabore l'humeur nécessaire à la nutrition du fœtus; mais ce sont ces cellules périvasculaires elles-mêmes qui, pour aboutir à cette même fonction, se désagrègent et se transforment en une humeur particulière pour la nutrition du fœtus (p. 195 et 196). » Ceci est un des éléments de la fameuse théorie du lait utérin, sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir.

Dans toute cette interprétation d'Ercolani, il n'y a d'exact que ce fait, à savoir que les parois plasmodiales des tubes et canalicules ectoplacentaires sont en effet destinées à être presque complètement résorbées, comme nous l'avons décrit sous le titre d'*achèvement du placenta*. Ercolani insiste avec raison sur ce processus et le figure assez exatement, du moins dans son ensemble (fig. 4 de sa pl. VII, reproduite par la fig. IX ci-contre) : « Les changements qui sur-



Fig. IX. — (Ercolani, 1880, Pl. VII, fig. 4.) Légende d'Ercolani : « Section verticale de la superficie fœtale du placenta complètement développé de la lapine : — *c*, chorion avec les vaisseaux fœtaux coupés transversalement ; — *a*, portion des renflements de forme mamillaire de la superficie fœtale du placenta [1] ; — *b*, lames choriales vasculaires qui séparent ces renflements [2] ; — *d*, vaisseaux fœtaux en contact direct avec les éléments périvasculaires des vaisseaux maternels ; — *e*, vaisseaux maternels avec les cellules périvasculaires très réduites de volume ; — *S*, grands sinus sous-choriaux résultant de la confluence des petits vaisseaux maternels. »

viennent à la fin de la gestation, dans la portion superficielle ou fœtale du placenta, sont très remarquables. Plus on se rapproche de l'époque de la parturition, et plus sont diminués de volume les éléments cellulaires périvasculaires... Cette diminution de volume des éléments périvasculaires explique comment Mauthner a pu commettre l'erreur de prendre ces éléments pour un simple revêtement protoplasmique, semé de noyaux, provenant de l'épithélium de revêtement des villosités fœtales. Très probablement la diminution de volume de ces éléments périvasculaires est due en grande partie à la résorption de ces éléments, qui empruntent au sang maternel des matériaux qu'ils cèdent au sang fœtal » (p. 196 et

1. Lisez : lobules ou complexus canaliculaires.
2. Lisez : cloisons interlobulaires.

197). — Ercolani donne encore quelques considérations, et quelques bonnes figures du placenta du lièvre, desquelles, quoi qu'il en dise, il résulte que les formations placentaires sont identiques chez le lièvre et chez le lapin, ainsi que nous avons déjà pu l'induire d'après les figures de son précédent mémoire.

A propos de la dernière figure que nous venons de reproduire d'après Ercolani (fig. IX, ci-dessus) qu'il nous soit encore permis de faire remarquer qu'elle représente les mêmes objets que la figure 2 de la pl. VI de son mémoire de 1870 (voir ci-dessus la fig. V), c'est-à-dire les canalicules ecto-placentaires disposés en lobule. Seulement l'une des pièces représentées (fig. V) était empruntée à un lobule vide de sang maternel, tandis que l'autre (fig. IX) est d'un lobule dont les canalicules sont dilatés et gorgés de sang maternel. Ce sont là des différences d'aspect sur lesquelles nous avons précédemment insisté, en décrivant les stades représentés par les figures 60, 62, 63, 64 et 65 de notre planche VI.

4° On pourait s'étonner que nous parlions ici du mémoire publié en 1883 par Ercolani [1], puisque dans ce travail il n'est pas question du placenta de la lapine, mais essentiellement (1re partie du mémoire) du placenta du loir. Or il se trouve que, d'après les figures qu'il en donne, il est permis de conclure que le placenta du loir se développe exactement comme celui du lapin et a exactement la même constitution. Il était donc intéressant de rechercher si Ercolani serait arrivé ici à une interprétation plus exacte des parties qu'il a représentées.

Nous reproduisons ci-contre (fig. X et XI) les figures 8 et 10 de la planche I, avec la légende qu'il en donne. Il est facile d'y reconnaître des dispositions en tout semblables à celles du placenta du lapin à l'état de complexus tubulaire achevé (comparer avec notre fig. 35); c'est-à-dire que les prétendues lames placentaires maternelles d'Ercolani (voir son explicatien des deux figures) ne sont autre chose que la formation ectoplacentaire à l'état de tubes, avec les confluents fœtaux (en *f*, fig. XI) et les confluents maternels. La manière dont Ercolani interprète ces formations est assez explici-

1. G.-B. Ercolani, *Nuove ricerche di Anatomia normale e patologica sulla Placenta dei Mammiferi e della donna* (*lettere tre dirette al. prof. A. Kölliker. Memorie dell' Academia delle Scienze dell'Istituto di Bologna,* 28 Gennaio 1883). Mémoire accompagné de 3 planches. — Ercolani a donné lui-même une analyse très complète de ce mémoire dans les *Archives italiennes de Biologie,* 1883, tome IV, p. 179.

tement donnée par sa légende, reproduite pour chacune des figures. Les détails plus explicites que renferme son texte doivent, avant d'être reproduits ici, être précédés d'une courte analyse du mémoire, afin de donner une idée de la formule qu'il assignait à cette époque à la formation placentaire.

Ercolani annonce qu'il a entrepris ce nouveau travail, parce que le docteur V. Colucci lui a fourni les moyens d'étudier l'utérus du

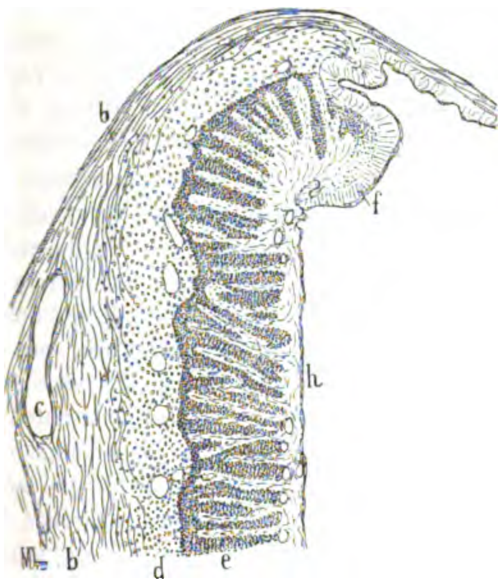


Fig. X. — (Ercolani, 1883, Pl. I, fig. 8.) Légende d'Ercolani : « Section transversale de la moitié d'une corne utérine occupée par le placenta, dans les premiers jours du développement, à un grossissement de 22 fois : — *a*, revêtement péritonéal et conjonctif externe ; — *b*, couche musculaire ; — *b c*, couche musculaire plus épaisse sous-jacente au lieu où se forme le placenta avec les vaisseaux utérins dilatés ; — *d*, couche des cellules placentaires avec les vaisseaux utéro-placentaires coupés transversalement, et présentant un revêtement endothélial aussi bien pour les artères que pour les veines ; — *e*, lames placentaires maternelles dans l'intervalle desquelles sont disposées les lames choriales ou fœtales ; — *f*, prolongement, sur tout le bord du placenta, d'une couche de la caduque, représentant la caduque réfléchie de l'espèce humaine ; — *h*, le chorion, adhérent sur toute la superficie fœtale du placenta. »

loir (Myoxus glis) avant, pendant et après la gestation ; et parce que chez une femelle de cet animal quelques embryons étaient morts au début de la gestation, et cependant la portion maternelle du placenta s'était développée, et que précisément il eut à sa disposition un utérus de femme chez laquelle semblables faits s'étaient produits. (*op. cit.*, p. 4.) Passant alors à l'exposé de sa conception actuelle sur le placenta en général, il s'exprime ainsi : « Toutes les conceptions fondamentales qui résultent de mes nombreuses recherches

relativement à l'organe placentaire des mammifères et de l'espèce humaine, sont les suivantes : 1° Cet organe a pour origine un processus néoformatif d'éléments cellulaires déciduaux, sans la présence desquels il n'y a pas à parler de placenta, et à la formation desquels les glandes utérines ou utriculaires ne prennent aucune part. 2° Dans tous les cas le placenta est nettement formé de deux parties, la maternelle, qui dérive de la néoformation en question et qui dans quelques cas se perfectionne en prenant la forme d'un organe glandulaire, dit par suite sécréteur, alors même qu'il n'acquiert point la forme glandulaire, mais se dispose cependant toujours, à l'état de simples éléments cellulaires, au contact de la seconde portion, la portion fœtale, formée de vaisseaux et villosités, et nommée, de par ses fonctions, portion absorbante du placenta. 3° Par suite les parois des vaisseaux fœtaux ne viennent jamais au contact direct des vaisseaux et moins encore du sang maternel, comme on pourrait le croire d'après les apparences du placenta humain, de celui des singes supérieurs, et de certaines parties du placenta de quelques édentés, mais au contraire, dans tous les cas, la partie fœtale est constamment en rapport avec les éléments déciduaux de nouvelle formation, de sorte que la nutrition du fœtus des mammifères ne s'effectue jamais par un échange osmotique ou direct entre les deux sangs, comme on l'enseigne généralement, quoique cette manière de voir n'ait quelque apparence de vérité que dans l'espèce humaine et les singes supérieurs, mais que cette nutrition s'effectue par l'intermédiaire d'une humeur qu'élaborent et tirent du sang maternel les éléments néoformés ou déciduaux constituant la portion maternelle du placenta (p. 5). »

Le placenta du loir lui paraît donc un cas particulier, dont l'étude rend saisissable la conception sus-indiquée; les deux figures que nous reproduisons d'après lui se rapportent à un seul stade, l'une étant une portion de l'autre vue à un plus fort grossissement (Ercolani donne encore, d'un stade plus avancé, une figure pour laquelle nous ne pourrions que répéter ce que nous avons dit à propos de celles ici reproduites). A propos de ces figures (fig. X et XI ci-contre), Ercolani s'exprime ainsi (p. 30) :

« Du strate placentaire utérin s'élèvent de nombreuses lames placentaires qui vont jusqu'au chorion (*e*), auquel elles adhèrent fortement; les vaisseaux maternels ectasiés forment dans la couche sous-choriale du placenta (fig. XI, lettre *f*) un réseau plus visible

que celui qui se montre dans les lames; leur diamètre est irrégulier. Entre ces lames placentaires sont régulièrement disposées des lames choriales (lettre *e*) qui contiennent les troncs des vaisseaux fœtaux... En comparant le placenta de ce rongeur avec celui des autres mammifères, on voit qu'il n'en diffère que par la disposition en lames affectée par les parties fœtales aussi bien que par les parties maternelles; la disposition en lamelles, mais avec un trajet très sinueux, n'a été observée jusqu'à présent que chez le chat et le chien. »

En résumé, pour le placenta du lapin, Ercolani, égaré par des idées à priori et par une conception générale théorique, n'a rien vu de ce qui caractérise l'évolution et la constitution si singulière

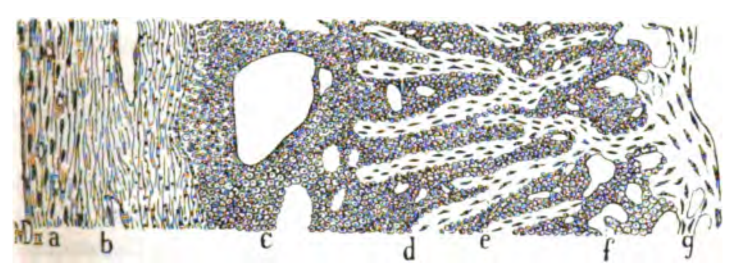


Fig. XI. — (Ercolani, 1883, Pl. I, fig. 10.) Légende d'Ercolani : « Une portion de l'utérus et du placenta dans la période représentée par la figure précédente, à un plus fort grossissement : — *a*, revêtement péritonéal; — *b*, couche musculaire et vaisseaux utérins dilatés; — *c*, couche des cellules placentaires et vaisseaux utéro-placentaires avec leur revêtement endothélial; — *d*, lames placentaires maternelles; — *e*, lames placentaires fœtales; — *f*, vaisseaux maternels ectasiés, en partie pleins de sang, et formant un large réseau dans la partie maternelle sous-jacente au chorion; — *g*, chorion. »

de l'ectoplacenta, de la paroi plasmodiale de ses tubes, puis de ses canalicules : formation plasmodiale, cellules vésiculeuses intermédiaires et adventices, il confond tout cela dans sa néoformation placentaire, dans son prétendu organe glandulaire maternel.

Vu l'importance et la renommée des travaux d'Ercolani, nous avons tenu à présenter, sans interruption, l'analyse de ses mémoires, ce qui nous a amené à intervertir l'ordre chronologique de cette revue; il s'agit maintenant de revenir à un important travail, déjà cité par Ercolani, celui de Mauthner.

b. J. Mauthner. — C'est Mauthner [1] qui le premier a vu les tubes

1. Julius Mauthner, *Ueber den mutterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta mit Rücksicht auf die in der Menschlichenplacenta bis jetzt vorgefunden anatomischen Verhältnisse* (*Sitzungsberichte der Akad. d. Wiss. Wien*, 24 avril 1873, tome LXVII, troisième partie, p. 118).

Dans son grand mémoire de 1880, Ercolani fait une courte mention du travail

ectoplacentaires, avec leur paroi plasmodiale, et leurs cavités contenant le sang maternel. Prenant pour point de départ les cloisons mésodermiques d'origine fœtale, qu'il décrit sous le nom, du reste très légitime, de villosités choriales, il attire, très brièvement, l'attention sur la disposition de l'épithélium qui recouvre ces villosités, c'est-à-dire est interposé entre elles. « Cet épithélium, dit-il (*op. cit.*, p. 120), n'est pas, comme pour les villosités choriales du placenta humain, formé de cellules individuellement distinctes, mais apparait comme une couche continue de protoplasma semée de noyaux relativement rares... Le protoplasma épithélial d'une villosité s'unit par des ponts à celui d'une villosité voisine, formant ainsi une couche à double rangée de noyaux, et dans les lacunes de laquelle le sang maternel circule, sans être contenu dans aucune espèce de paroi propre... Si l'injection est poussée avec force dans le système maternel, les villosités fœtales sont écartées les unes des autres, les ponts qui unissent leur revêtement protoplasmique s'étirent et prennent la forme de minces filaments traversant les voies de la circulation maternelle, et peuvent se rompre facilement. » Nous reproduisons (fig. XII) le dessin que donne Mauthner de ces dispositions, avec la légende très concise qui l'accompagne. L'auteur n'indique pas l'âge du placenta en question. Il est facile, en se reportant à nos figures 51, 52, 53 et 54, de voir qu'il s'agit de tubes ectoplacentaires, du dix-huitième au vingtième jour de la gestation. Sans doute Mauthner a un peu schématisé les ponts protoplasmiques qui traversent la cavité des tubes en train de se subdiviser en canalicules, mais il est telles parties de nos préparations qui correspondent bien exactement à ce dessin. Malheureusement Mauthner, tout en étant le premier qui ait bien vu la paroi plasmodiale en question, ne l'a examinée qu'à un seul stade de son évolution, et n'a recherché ni son origine ni sa destinée ultérieur.

c. R. Godet. — Dans sa monographie sur le placenta du lapin,

de Mauthner : « Dans ces derniers temps, dit-il (p. 176), un travail spécial a été publié sur les voies de la circulation maternelle dans le placenta de la lapine; mais comme l'auteur ne s'était pas formé une conception exacte de la structure de l'organe placentaire de l'animal en question, il est difficile de se rendre exactement compte de ce qu'il décrit. » Et plus loin (p. 192) : « Mauthner a décrit les vaisseaux fœtaux comme séparés des maternels par une couche protoplasmique semée de noyaux. couche qu'il considère comme dérivant de la fusion des éléments épithéliaux des villosités, confondant ainsi les éléments périvasculaires d'origine maternelle avec l'épithélium dégénéré des villosités fœtales. »

Godet [1] semble prendre le travail de Mauthner comme point de départ de son étude sur le placenta fœtal (qu'il appelle placenta proprement dit). « La description, dit-il (*op. cit.*, p. 34), que Mauthner donne des villosités placentaires est parfaitement juste... Elles sont bordées dans toutes leurs sinuosités par un tissu que j'appellerai *épithélioïde* par analogie et pour plus de facilité, mais dont la nature n'est probablement pas épithéliale... En examinant

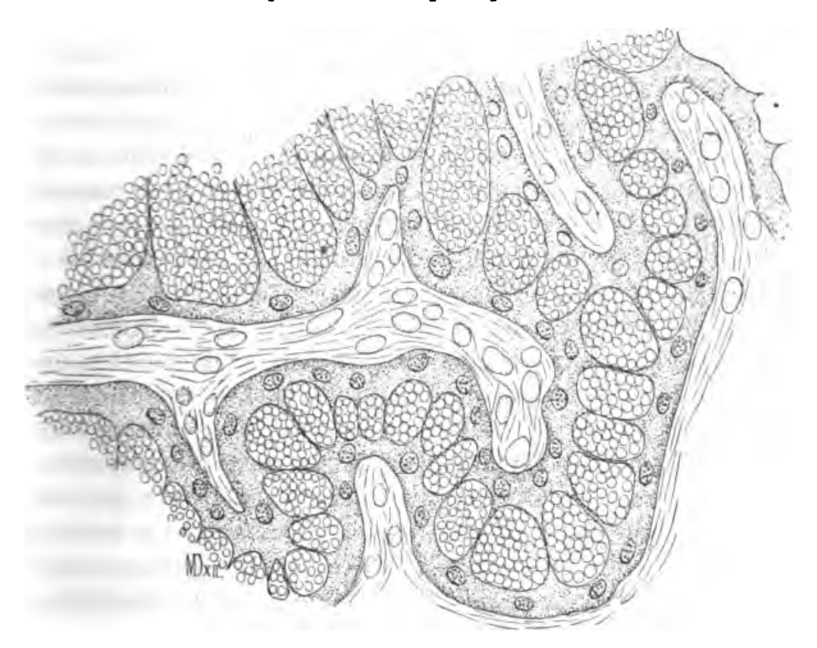


Fig. XII. — (Mauthner *op. cit.*, fig. 4.) Légende Mauthner : « Coupe transversale d'une villosité de placenta de lapin gorgé de sang maternel; les ponts protoplasmiques entre les villosités sont étirés en filaments. »

ce tissu épithélioïde dans les parties superficielles du placenta, on ne trouve ordinairement pas de cellules distinctement limitées, par contre des noyaux le plus souvent en grand nombre les uns à côté des autres... Ce tissu épithélioïde est interrompu par des espaces sanguins (capillaires maternels), situés dans son milieu et qui ne paraissent pas avoir de membrane propre. Les injections de nitrate d'argent ne nous ont donné aucun résultat » (page 35). Plus loin (p. 43), étudiant spécialement la circulation dans le placenta, il

1. R. Godet, *Recherches sur la structure intime du placenta du lapin.* (*Dissertat. inaug. à la Faculté de Médecine de Berne.*) Neuveville, 1877; avec deux planches.

revient sur les mêmes faits : « C'est le sang maternel qui circule dans les espaces sanguins du tissu épithélioïde. Les artères et les veines du fœtus se trouvent au contraire dans le tissu conjonctif lâche des villosités. Les deux systèmes sont parfaitement séparés par ce tissu épithélioïde riche en noyaux. On ne voit jamais la masse d'injection passer de l'un dans l'autre. Et les espaces sanguins maternels, quoique dépourvus en apparence de toute paroi proprement dite, ne laissent rien pénétrer dans leur contenu entre les cellules avoisinantes. »

Ainsi Godet a parfaitement observé la formation ectoplacentaire à l'état de lacunes ou de tubes plasmodiaux. Il n'a pas suivi l'atrophie et la résorption partielle de cette formation plasmodiale sur le placenta achevé. Il n'a pu non plus en observer l'origine, puisque l'utérus gravide le moins développé qu'il ait eu à sa diposition renfermait déjà un embryon long de deux centimètres. Cependant il se pose cette question d'origine : « Mauthner, dit-il (p. 37), considère ce tissu, qu'il appelle épithélial, comme provenant du chorion. Pour pouvoir assurer sûrement le fait il aurait fallu étudier les premiers moments de la formation du placenta et chercher à isoler les villosités de leur revêtement épithélial. Nous n'y sommes jamais parvenus. Ercolani au contraire le regarde comme une production de tissu connectif sous-épithélial de l'utérus. La grande question est en effet de savoir si nous n'avons pas affaire ici à un tissu maternel, et nous croyons, à la suite de nos observations, pouvoir y répondre affirmativement. » Les raisons sur lesquelles Godet base son affirmation résultent de l'étude qu'il a faite de ce que nous appelons la couche plasmodiale endovasculaire. Nous réservons un paragraphe spécial à l'historique critique de cette couche ; c'est donc alors seulement que nous reproduirons la manière de voir de Godet.

d. Minot. — Nous arrivons à la plus importante et la plus récente monographie sur le placenta du lapin, celle de Ch.-S. Minot. Lorsque, il y a peu de mois, je reçus ce mémoire [1], le premier coup d'œil sur les nombreuses figures qui l'accompagnent me fit croire que toute la question de l'ectoplacenta, de ses tubes et canalicules était résolue par Minot ; mais il n'en est rien. Cet auteur a pris pour des glandes utérines les colonnes et tubes ectoplacentaires. Comme

1. Charles Sedgwick Minot, *Uterus and Embryo; I, Rabbit; II, Man.* (*Journ. of Morphology*, vol. II, n° 3, Boston, 1889.)

son mémoire est du reste très complet, il sera très intéressant d'analyser ses recherches, et de voir, qu'après avoir été sur le point de saisir la formation de la lame ectoplacentaire, il s'égare tout à coup complètement par le fait de n'avoir pas eu à sa disposition la série complète d'utérus à chaque jour de la gestation.

Au septième jour de la gestation Minot décrit les glandes des renflements cotylédonaires comme présentant un épithélium « qui se teint fortement par les réactifs colorants : la surface de cet épithélium est irrégulière; ses noyaux sont devenus plus nombreux, et sont disposés en couches serrées; ils sont arrondis, avec accumulation de la substance chromatique à leur périphérie. Ces dispositions indiquent avec évidence que ces noyaux prolifèrent (p. 344). » Ainsi, dans les modifications que nous avons vus préluder à la résorption de l'épithélium des glandes, Minot voit un processus d'hypertrophie, conclusion d'autant plus singulière que, quelques pages plus loin, observant des modifications analogues dans l'épithélium de la surface muqueuse, il y voit, avec raison, un processus dégénératif (p. 346) : « L'épithélium est considérablement épaissi, ce qui est dû à une augmentation de volume des cellules qui se fusionnent en une masse commune, en même temps que les noyaux se multiplient. C'est une métamorphose dégénérative sur la nature intime de laquelle je ne saurais me prononcer. La substance de cet épithélium présente alors un aspect granuleux et possède une grande affinité pour les matières colorantes... On peut considérer cette dégénérescence comme consistant en ce que le réseau protoplasmique se transforme en une substance hyaline. » Et plus loin, pour le neuvième jour. « Le protoplasma des cellules épithéliales dégénérées forme une épaisse masse hyaline qui obture les orifices des glandes (p. 350) »; mais il insiste sur ce fait que la partie profonde des glandes ne présente aucune dégénérescence (p. 347). Nous allons voir en effet que pour lui ce sont ces glandes qui deviennent ce que nous avons appelé colonnes et tubes ectoplacentaires.

Au neuvième jour, Minot a parfaitement observé l'épaississement ectodermique qui donne lieu à la formation de la lame ectoplacentaire. « L'embryon (l'œuf) est attaché au placenta maternel (renflements cotylédonaires) uniquement par l'ectoderme, sans intervention d'aucun autre feuillet. Cette partie de l'ectoderme soudée à l'utérus est très épaissie, et contraste fortement à cet égard avec les autres régions de ce même feuillet; elle s'étend sur l'ouverture

des glandes qu'elle ferme complètement, sans pénétrer dans leur intérieur » (p. 347), et il appuie cette description sur une figure (fig. 1 de sa pl. XXVI) qui correspond en tout à nos figures 16, 17, 18. Mais pour lui cet épaississement de l'ectoderme prélude à sa résorption. « Je penche à considérer cet épaississement de l'ectoderme comme un fait de dégénérescence, comparable à ce qui se passe pour l'épithélium utérin. Et en effet, quoique je ne sois pas amené à cette conclusion par des observations directes, elle me paraît justifiée par les faits suivants : 1° dans les stades ultérieurs, l'ectoderme semble avoir disparu de la surface du placenta; 2° l'hyperplasie est souvent le stade initial de la dégénération, ainsi qu'il est bien connu pour les faits pathologiques » (p. 357). Bien plus, à l'âge de neuf jours et dix-sept heures, il observe la constitution plasmodiale de cette lame ectoplacentaire, mais ici encore il croit y voir un état plus avancé de la dégénérescence (p. 358 et 359) : « La zone de l'ectoderme qui est épaissie et attachée au placenta, a changé d'aspect; précédemment les limites de chaque cellule ectodermique étaient nettement distinctes, et le protoplasma dense et finement granuleux autour de chaque noyau; actuellement il est difficile de saisir le contour des cellules, et leur dessin est rendu confus... Les noyaux sont volumineux, le protoplasma irrégulièrement granuleux... Ces aspects concordent avec l'idée que ces parties sont en état de dégénérescence. »

Minot a été conduit à ces interprétations parce qu'il n'a pu suivre pas à pas l'évolution de cet épaississement ectodermique. En effet, il saute brusquement du neuvième au onzième jour. Or c'est précisément le dixième jour (voir nos fig. 26 à 30) qui représente le stade de transition, le stade où on peut observer la végétation de la lame ectoplacentaire pour la formation des lacunes et des colonnes ectoplacentaires. Ce manque de sériation complète dans ses observations, Minot s'en rend bien compte, lorsqu'il dit : « A onze jours et trois heures, de très grands changements se sont produits, tels qu'ils sont difficiles à comprendre parfaitement en l'absence des stades intermédiaires. Le manque de matériaux m'a mis dans l'impossibilité de combler ces lacunes » (p. 359) ; et plus loin (p. 360, en note) «.... l'incertitude sur ces questions serait probablement dissipée par l'examen de placentas au dixième jour, où on doit observer un stade intermédiaire ». Quant à la cause de cette lacune dans la série de ses matériaux, l'auteur l'explique dès les

premières pages de son mémoire, par « la grande difficulté de se procurer des lapines et leur prix très élevé à Boston » (p. 342-343).

Toujours est-il que, entre le neuvième et le onzième jour de la gestation, Minot perd le fil directeur de ses études, et que dès lors il ne reconnaît plus la part que prend l'ectoderme à l'édification du placenta, ce qui lui a fait penser que l'hypertrophie observée, aux stades antérieurs, dans cet ectoderme, serait un processus de dégénération et de résorption. C'est pourquoi, à partir du onzième jour, ayant sous les yeux les colonnes ectoplacentaires et ce qui en dérive, il considère désormais toutes ces formations comme des glandes; c'est ce qu'il nomme la couche glandulaire du placenta : « Ces glandes, dit-il (p. 363), sont complètement modifiées... Elles sont irrégulièrement cylindriques, très tortueuses, et unies les unes aux autres à des intervalles irréguliers, de façon à former un réseau... Ces masses tortueuses, que je considère comme des glandes, sont sans doute les mêmes formations que Mauthner a décrites comme des cordons constitués par la fusion des épithéliums des deux villosités voisines. » Il n'y a donc pas de doute possible, et ses figures en font preuve (notamment la fig. 8 de sa pl. XXVIII), c'est bien nos colonnes et tubes ectoplacentaires qu'il prend pour des glandes. Comment n'a-t-il pas vu que les cavités de ces prétendues glandes contiennent du sang maternel? Cependant son attention était attirée sur ce fait. « Mauthner, dit-il (p. 363), décrit ces glandes comme des cordons épithéliaux, et les espaces, que j'y considère comme des vacuoles, seraient d'après lui les voies où circule le sang maternel; il aurait en effet fait pénétrer dans ces espaces les injections faites dans les vaisseaux de la mère, et dans d'autres cas il les aurait trouvés naturellement gorgés de sang maternel. Ce sont autant de détails inconciliables avec mes propres vues. »

Qu'est donc devenue la lame ectodermique si épaisse qu'il avait constatée dans un stade plus jeune à peine de deux jours? « A la surface du placenta je ne trouve plus aucune trace reconnaissable de l'ectoderme fœtal qui formait précisément une épaisse lame si remarquable (p. 363)... Comment a disparu cet ectoderme, au onzième jour, des observations faites à ce stade pourront seules nous l'apprendre; en attendant je ne saurais faire que deux hypothèses : 1° la totalité de l'ectoderme attaché au placenta entre en dégénérescence et est résorbé...; 2° l'ectoderme et le mésoderme sous-jacent ont produit des villosités qui ont pénétré dans le pla-

centa. En faveur de cette dernière hypothèse sont certaines dispositions dont je n'ai pas encore parlé : ce sont, dans la partie profonde de la couche glandulaire des placentas de douze et treize jours, des anses dont la forme rappelle celle d'un tube en U, dont la concavité est tournée vers la surface du placenta... Ce sont peut-être là des villosités, à la base desquelles l'épithélium est devenu très mince, tandis qu'il a conservé ses cellules cylindriques au niveau des extrémités, et la difficulté à voir nettement ces villosités tient peut-être à l'imperfection de mes préparations » (p. 368). Et plus loin (p. 370) : « Les vaisseaux fœtaux marchent dans des espaces qui

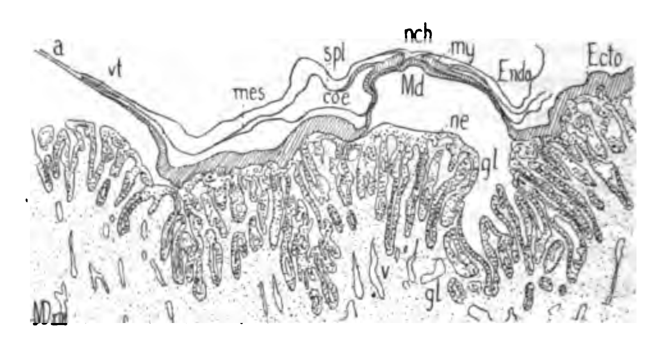


Fig. XIII. — (Ch.-S. Minot, lect. I, p. 355.) Légende de l'auteur : « Coupe transversale d'un embryon de lapin, *in situ*, à neuf jours et trois heures : — *a*, parois du sac vitellin formées uniquement de l'ectoderme et de l'endoderme; — *vt*, veine terminale; — *mes*, mésoderme; — *spl*, splanchnopleure; — *cœ*, cœlome; — *nch*, notocorde; — *Md*, gouttière médullaire; — *my*, myotomes; — *Endo*, endoderme; — *Ecto*, ectoderme; — *gl*, glandes; — *v*, vaisseaux sanguins; — *ne*, épithélium utérin en dégénérescence hyaline. »

se détachent perpendiculairement de la surface du placenta; parfois ces colonnes vasculaires sont coiffées d'une couche épithéliale qui dessine, sur les coupes, une sorte d'U. Ces dispositions font penser à une série de villosités fœtales recouvertes en partie par un épithélium très mince, en partie par un épithélium épais. » Revenant enfin sur cette question, à propos du placenta au quinzième jour, il ajoute : « s'il y a toutefois un feuillet ectodermique fœtal séparant le mésoderme fœtal d'avec les tissus utérins, ce feuillet est absolument invisible à cause de son extrême minceur. »

Les planches qui accompagnent le mémoire de Minot sont exécutées avec soin et une grande exactitude : en les comparant à nos figures, on verra que l'embryologiste américain a observé exactement les mêmes formations que nous avons décrites, mais qu'il s'est égaré quant à leur interprétation. Nous reproduisons ici deux

de ses figures : l'une (fig. XIII ci-contre), se rapportant au neuvième jour de la gestation, c'est-à-dire avant la lacune (dixième jour) qui a égaré l'auteur, est absolument exacte comme dessin et comme interprétation; l'autre (fig. XIV), au treizième jour, c'est-à-dire après la lacune en question, est assez exacte comme dessin schématique, mais complètement erronée comme interprétation (voir la

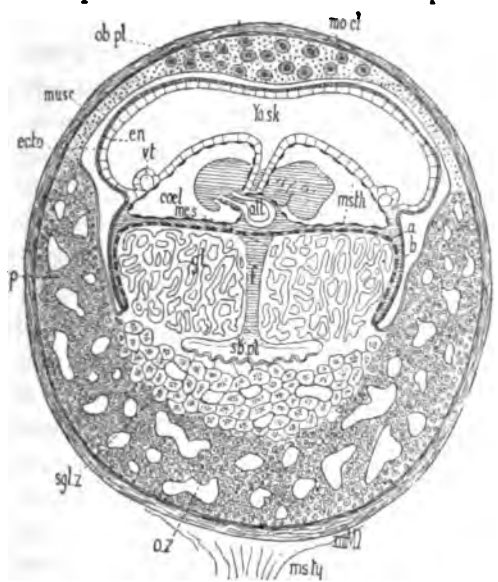


Fig. XIV. — (Ch.-S. Minot, Pl. XXIX.) Légende de l'auteur : « Diagramme montrant les rapports de l'embryon et de l'utérus chez le lapin du onzième au treizième jour de la gestation : — *a*, ectoderme, partie disparue ; — *all*, allantoïde ; — *b*, ectoderme, sur les côtés du placenta ; — *ecto*, ectoderme du sac vitellin ; — *en*, endoderme du sac vitellin ; — *f*, fissure entre les deux lobes du placenta ; — *gl*, glandes ; — *mes*, mésoderme ; — *mo, cl*, cellules géantes ; — *musc*, musculature ; — *msth*, mésothélium ; — *msty*, mésentère ; — *ob, pl*, obplacenta ; — *oz*, zone externe du placenta ; — *p*, périplacenta ; — *sb,pl*, subplacenta ; — *sgl, z*, zone sous-glandulaire ; — *vt*, veine terminale. »

légende de l'auteur, ci-contre), au moins en ce qui concerne sa prétendue couche glandulaire, qui n'est autre chose que la formation ectoplacentaire. Nous aurons du reste à revenir sur cette figure, à différentes reprises, en parlant ultérieurement de la vésicule ombilicale et des différentes parties maternelles du placenta.

Au moment où nous écrivons ces lignes, C.-S. Minot vient de faire paraître un court mémoire, dans lequel, complétant les lacunes de son précédent travail, il nous montre l'exactitude des critiques que nous venons de formuler [1]. Il reconnaît que l'ectoderme ne

1. Charles-S. Minot, *die Placenta des Kaninchens*. (*Biologischen Centralblatt*, Bd. X, n° 4 ; avril 1890 ; p. 114.)

disparaît pas, mais, comme Strahl, il pense que ce que nous appelons la formation ectoplacentaire, et dont il a eu la connaissance par la publication de la première partie du présent travail, est un tissu combiné, dans la constitution duquel entrent à la fois les éléments ectodermiques fœtaux et les éléments épithéliaux de la muqueuse utérine, ou au moins de ses glandes. Les passages suivants de son mémoire méritent d'être ici reproduits : « A l'époque où j'ai publié mon mémoire, dit-il (p. 115), il me manquait les stades du dixième au douzième jour, et d'autre part je n'avais pas connaissance du travail de Duval sur la question. Depuis cette époque j'ai pu combler cette lacune, et être par suite en état de confirmer, sauf sur un point, les conclusions de Duval. Dans mon précédent mémoire (p. 359, 376), j'avais catégoriquement signalé l'insuffisance de mes observations ; telle est la cause pour laquelle la disparition des glandes utérines dans la région du placenta, ainsi que la pénétration des villosités fœtales et l'épaississement de l'épithélium qui les recouvre, m'avaient échappé. Depuis lors je me suis assuré que les cordons épithéliaux de la partie superficielle du placenta, tels qu'on les trouve au douzième jour, sont un revêtement ectodermique des villosités fœtales et ne représentent nullement les glandes utérines... » Passant alors à une rapide revue historique, il la termine en disant (p. 116) : « Il faut enfin mentionner le travail de Duval, dont malheureusement la première partie est seule publiée. Duval se rattache à l'opinion de van Beneden, d'après laquelle l'épaississement ectodermique (aire placentaire) serait formé de deux couches, et il n'a pas reconnu que la couche la plus superficielle provient de l'épithélium utérin... »

Mais si nous passons au détail des preuves qu'il donne de cette manière de voir, nous constaterons que ces preuves ne sont pas toujours directes, ni suffisantes; au sixième jour (p. 117) : « L'aire placentaire de l'œuf est remarquable par l'épaississement de son ectoderme ; cet épaississement correspond au *renflement ectodermique* des récents auteurs, mais seulement en partie, car c'est par erreur que la couche superficielle de l'épithélium utérin a été rattachée à ce renflement, erreur que Strahl a signalée et dans laquelle sont tombés Duval, van Beneden et Masius. L'aire placentaire est encore caractérisée par ce fait que, à la fin du dixième jour, ainsi que Duval l'a signalé le premier, elle forme des villosités qui pénètrent bientôt et très rapidement dans le tissu utérin. »

Au septième jour (p. 117) : « Les glandes utérines de la région placentaire se dilatent et présentent, dans leurs parties superficielles, un épaississement notable de leur épithélium, dans lequel les limites cellulaires disparaissent et les noyaux deviennent très nombreux. Aux huitième et neuvième jours cet épaississement arrive à oblitérer la lumière de la glande, d'abord au niveau de son embouchure, puis graduellement vers la profondeur. La partie la plus profonde des glandes ne présente d'abord aucune modification et la limite entre les parties transformées et non transformées est très nette. »

Au dixième jour : « Le fond des glandes présente encore un épithélium cylindrique bien net, mais dans leurs parties superficielles l'épithélium commence à être résorbé, il y apparaît des vacuoles, qui augmentent en nombre et dimensions jusqu'à ce que le tissu dégénéré ait complètement disparu. »

Au onzième jour (p. 119) : « Les villosités fœtales, déjà bien marquées au jour précédent, prennent un grand développement et parallèlement disparaissent les glandes; je crois que vraisemblablement d'abord les villosités pénètrent dans la partie des glandes laissée libre par la résorption de l'épithélium. Chaque villosité est recouverte par l'épithélium épaissi de l'aire placentaire de l'embryon, et contient un prolongement vasculaire du mésoderme du chorion. Comme ces villosités pénètrent dans le tissu maternel avant que l'épithélium utérin soit entièrement résorbé, elles sont pendant quelque temps recouvertes de plus par cet épithélium. Entre ces villosités sont des capillaires maternels, qui, se dilatant fortement, compriment et font disparaître le tissu conjonctif de la muqueuse et par suite arrivent à occuper tout l'espace entre deux villosités voisines, c'est-à-dire entre le double revêtement épithélial de ces villosités; Duval me paraît avoir bien saisi cette disposition, sauf que, comme je l'ai déjà dit, il rapporte à l'ectoderme fœtal ce qui appartient à l'épithélium utérin. »

Au douzième jour (p. 120) : « Les villosités fœtales forment par leur ensemble une couche bien distincte, dans la partie la plus profonde de laquelle sont encore quelques restes de l'épithélium glandulaire non résorbé. »

Au quatorzième jour (page 121) : « Le placenta a acquis sa constitution définitive; à ce moment on voit dans la couche des villosités fœtales, c'est-à-dire dans la plus interne des trois zones du pla-

centa, ces cordons particuliers que dans mon précédent mémoire j'ai considérés comme glandulaires. La substance de ces cordons prend fortement les matières colorantes; ces cordons sont régulièrement d'une épaisseur semblable, ils parcourent des trajets très irréguliers s'anastomosant entre eux, présentent des noyaux épars dans leur substance, et de nombreux espaces lacunaires qui sont les voies de circulation du sang maternel, comme Mauthner l'a démontré. On voit que ces cordons forment un revêtement complet au tissu mésodermique des villosités choriales... Nous sommes donc ainsi en présence de cloisons interposées aux villosités, formées par l'épithélium de ces villosités, et renfermant probablement, entre deux couches épithéliales, une couche moyenne de tissu maternel vasculaire; nous devons admettre que ces trois couches, ainsi que l'endothélium des vaisseaux, ont subi une commune dégénérescence. Cette conception sur la constitution de ces parties n'est cependant pas encore basée sur une connaissance suffisante de leur développement, mais elle a pour nous un très grand degré de vraisemblance par suite de ce fait que chez le chat, ainsi que je l'ai constaté sur de fort belles préparations du Dr A.-B. Callum, on constate un semblable revêtement des villosités, et que là il est facile de distinguer trois couches, c'est-à-dire une couche de tissu utérin interposée aux couches épithéliales de deux villosités voisines... Le schéma que j'ai donné précédemment (Uterus and Embryo, pl. XXIX [1]) est donc exact, avec seulement cette modification importante, que ce que j'y ai désigné comme des glandes (*gl*), est en réalité formé par le revêtement des villosités, c'est-à-dire des couches intervilleuses en question. »

Tout ce dernier passage de Minot est le plus important à mettre en comparaison avec nos descriptions. On voit combien cet observateur consciencieux se rapproche actuellement de notre manière de voir; il lui est cependant difficile d'arriver à admettre la disparition complète de tout tissu maternel dans l'ectoplacenta, mais il avoue n'avoir pas encore suivi, stade par stade, la formation, chez le lapin, de ces cloisons intervilleuses dans la constitution desquelles il veut retrouver encore une couche moyenne de tissu utérin. Le fait paradoxal que le sang maternel circule dans des lacunes circonscrites uniquement par une formation ectodermique fœtale lui

1. Voy. ci-dessus la figure XIV, reproduisant le schéma en question de Minot.

répugne. Nous avouons facilement qu'il nous a longtemps paru invraisemblable, que si nos études sur le placenta du cochon d'Inde, du rat et de la souris, ne nous l'avaient montré avec la dernière évidence, nous aurions hésité encore longtemps à le décrire chez le lapin, malgré la netteté de nos préparations.

Pour en revenir au premier mémoire de Minot, notons que, alors même qu'il considérait comme des glandes nos cordons ectoplacentaires, il décrivait très exactement la disposition plasmodiale de cet épithélium : « Les glandes du placenta (Uterus and Embryo, p. 373) sont très tortueuses, granuleuses, avec de nombreuses et irrégulières vacuoles et de nombreux noyaux disposés surtout vers la périphérie de la glande »; et sa figure 12, à laquelle il renvoie, ainsi que surtout sa figure 13 représentent très bien les tubes plasmodiaux de l'ectoplacenta.

Avant de quitter la question des tubes et canalicules ectoplacentaires, un mot encore sur la manière dont les auteurs ont vu et décrit la disposition des canalicules en lobules définitifs, la forme de ces lobules définitifs et leurs voies de circulation.

Godet (*op. cit.*, 1877) a bien décrit la forme et la disposition générale des lobules; il a surtout figuré de très bonnes injections du placenta : il insiste sur ce fait que les vaisseaux maternels « se rendent d'abord à la surface fœtale du placenta; ce n'est qu'après leur arrivée à la surface qu'ils donnent naissance à de courts rameaux secondaires qui alors se réduisent en un système de capillaires en pinceau (p. 41-42). » Et plus loin (p. 45) : « Les artères maternelles se dilatent en ampoules à la base du placenta proprement dit; de ces ampoules partent des troncs secondaires qui ne se réduisent en capillaires qu'une fois arrivés à la surface fœtale du placenta. »

La figure donnée par Tafani [1] d'une injection du placenta de la lapine est également très exacte et fort belle. Les lobules y sont dessinés par le fait même de l'injection, et reproduisent, dans leur forme et dispositions générales, des aspects semblables à ceux de notre figure 37 (pl. VI). « Le placenta du lapin, dit-il (p. 90), est très vasculaire et se présente à cet égard moins comme un organe unique que comme une réunion d'organes plus petits. Chacun de ses

1. Aless. Tafani, *Sulle condizioni utero-placentari della vita fetale.* Firenze 1886.

lobes [1] apparaît comme formé d'un grand nombre de petits lobules ou cotylédons qui reposent sur la masse proéminente de la sérotine [2]. On peut dire que, connaissant l'intime structure d'un de ces lobules, on connaît celle de tout le placenta, qui résulte de l'agglomération de parties semblables, toutes d'égale valeur. Chaque lobule est de forme ovalaire, et parcouru, parallèlement à sa longueur, de très nombreux vaisseaux. Les afférents maternels se trouvent à une des extrémités. Le double réseau capillaire (maternel et fœtal) est dans les rapports de contiguïté les plus intimes, dans le placenta à terme, avec simple interposition du revêtement maternel devenu très mince : le revêtement des villosités fœtales, bien visible dans les premiers temps de la gestation, s'atrophie graduellement, de telle sorte que finalement on n'en trouve plus trace. » Si cette description est nette et exacte pour ce qui regarde le sens de la circulation dans le lobule, elle ne l'est plus quant aux éléments interposés entre les fins canaux sanguins occupés par le sang maternel d'une part et les capillaires fœtaux, d'autre part. C'est que, quant à la constitution histologique de ces parties, Tafani se rattache aux idées d'Ercolani, à la néoformation placentaire comme origine commune de tout ce qui est interposé aux vaisseaux : « chez le lapin et le lièvre, dit-il (p. 115), les villosités vascularisées par les vaisseaux allantoïdiens plongent dans le tissu de nouvelle formation de la sérotine. »

Dans cette revue, où nous avons surtout cherché comment avaient été interprétées par les divers auteurs les formations plasmodiales ectoplacentaires, on ne saurait s'étonner de ne point trouver une large place donnée aux travaux de Creighton et de Laulanié, qui cependant ont bien étudié la formation plasmodiale, sans en reconnaître la vraie nature ; mais ils ont fait cette étude sur le cochon d'Inde [3]; c'est donc à propos du placenta de ce rongeur que nous analyserons la manière de voir de ces deux auteurs. Indiquons seulement ici que Laulanié [4], sur le lapin comme sur le cochon d'Inde,

1. Tafani entend par lobes les deux grosses masses qui composent le placenta, c'est-à-dire les deux cotylédons.

2. La couche des cellules vésicules intermédiaires et la couche des cellules vésiculeuses vaso-adventices (couche des gros sinus utérins).

3. Ch. Creighton, *On the formation of the placenta in the guinea-pig.* (*Journ. Anat. and Physio.*, XII, 1878).

4. Ouvrage cité précédemment, et de plus : *Étude critique sur les cellules géantes*, Paris, 1888.

désigne, sous le nom de *zone fonctionnelle du placenta*, toute notre formation ectoplacentaire (*Cellules géantes*, p. 88) ; qu'il reconnaît, dans cette zone fonctionnelle, des travées protoplasmiques en continuité les unes avec les autres et formant un tout honogène;.... une véritable éponge protoplasmique dont les cavités sont remplies de sang (p. 97 et 98). Toute cette masse protoplasmique n'est pour lui qu'une seule cellule, qu'il désigne sous le nom de symplaste placentaire, et qu'il considère comme d'origine angioplastique, c'est-à-dire comme résultant de la fusion de cellules vaso-formatives émergées de la couche utérine sous-jacente. Nous aurons dans un instant à faire allusion à cette interprétation à propos de la couche plasmodiale endovasculaire; c'est pourquoi ces courtes indications sur la manière de voir de Laulanié étaient ici nécessaires.

B. — *Couche plasmodiale endovasculaire.*

L'un des processus les plus singuliers que nous avons décrits est celui qui amène la formation ectoplacentaire à végéter dans la profondeur des tissus maternels, en pénétrant dans les vaisseaux, et en se substituant, jusqu'au niveau de la couche vésiculeuse protectrice ou permanente, à leur endothélium, sous la forme d'une couche plasmodiale endovasculaire.

Cette couche endovasculaire est formée d'éléments si volumineux qu'ils devaient être et ont en effet été signalés par plusieurs auteurs; mais aucun n'en a reconnu la véritable origine.

Ainsi Godet signale « sur tout le pourtour de la grande majorité des orifices vasculaires (dans la profondeur des cotylédons utérins), une bande jaunâtre sur les préparations non colorées conservées dans le bichromate de potasse et l'alcool, d'un rouge plus foncé sur les préparations au carmin, bande composée d'un tissu plus serré, dans lequel se remarquent de grandes cellules à plusieurs noyaux ronds... On y reconnaît des éléments cellulaires ne laissant pas de doute sur la présence, dans ces vaisseaux, d'un endothélium très distinct. Ces cellules épithéliales sont soudées les unes aux autres et forment ainsi une membrane continue... » (*Op. cit.*, 1877, p. 26.) Or, comme il a très bien remarqué les ressemblances entre cette singulière paroi vasculaire et le tissu épithélioïde (notre formation ectoplacentaire, voir ci-dessus) interposé aux villosités choriales, comme il a vu toutes les formes de transition entre ces deux tissus,

il penche à assimiler l'un à l'autre, et à donner pour origine, au tissu épithélioïde, l'endothélium transformé des vaisseaux maternels : « une transformation des parois vasculaires maternelles fournirait aux villosités choriales leur revêtement épithélioïde » (p. 40). Nous ne citons que cette conclusion, car les considérations dans lesquelles elle est développée ne nous paraissent pas très claires; mais toujours est-il qu'il s'agit bien ici, pour Godet, de l'origine des éléments plasmodiaux ectoplacentaires, qu'il appelle couche épithélioïde, et que Mauthner avait si bien décrite : « Mauthner, dit Godet (p. 37), considère ce tissu, qu'il appelle épithélial, comme provenant du chorion... Ercolani au contraire le regarde comme une production du tissu connectif de l'utérus... Nous croyons en effet avoir affaire à un tissu maternel »; suivent alors les considérations qui se terminent par la conclusion ci-dessus reproduite.

On le voit, Godet interprète la filiation des choses en sens inverse de ce qui est la réalité : il fait provenir son tissu épithélioïde d'un épanouissement de la paroi vasculaire endothéliale maternelle, tandis que nous avons montré que c'est le plasmode ectoplacentaire qui pénètre dans les vaisseaux maternels et y forme la couche cellulaire endovasculaire. Les deux interprétations sont aussi vraisemblables l'une que l'autre en présence d'une préparation où se trouvent les deux formations; mais avec des séries de préparations à tous les stades, la seconde interprétation est seule possible; ce n'est même plus une question d'interprétation, mais simplement de fait, car on voit le plasmode ectoplacentaire exister le premier, puis apparaître la couche plasmodiale endovasculaire en connexion avec ce plasmode, partant de sa couche profonde et pénétrant successivement dans le terrain maternel.

Quoique nous ne parlions ici que du placenta du lapin, nous avons eu occasion de dire, au cours de notre description, que les faits observés sur le cochon d'Inde, et qui seront ultérieurement décrits en détail, avaient grandement contribué à fixer nos premières hésitations sur l'origine de la couche plasmodiale endovasculaire. Il ne sera donc pas déplacé d'indiquer ici comment Laulanié a observé et interprété cette même formation chez le cochon d'Inde (*Cellules géantes*, p. 111). « Entre autres particularités remarquables que nous a révélées l'étude du placenta du cobaye, je dois signaler le remplacement de l'endothélium des vaisseaux de la couche basale (entre la zone fonctionnelle et la musculature utérine)

par des cellules géantes. On trouve souvent dans la basale la coupe de vaisseaux remplis de sang et dont les limites et les contours sont constitués par des cellules géantes multinucléées, à volume très inégal et montrant quelque tendance à se fusionner. En quelques points, les éléments présentent les altérations de la dégénérescence caséeuse, et, comme il arrive fréquemment, ces cellules se détachent facilement et paraissent toutes prêtes à former des embolies menaçantes pour la circulation et l'organisation du placenta. Cette disposition s'expliquerait peut-être, si on se rappelle que les cellules vaso-formatives ou plutôt leurs travées secondaires ne limitent le sang que par leur surface convexe. Dès lors, on pourrait incliner à voir dans les cellules géantes endothéliales une spécialisation des cellules vaso-formatives. »

Plus récemment Minot a également décrit et figuré la couche plasmodiale endovasculaire, la considérant comme une transformation de l'endothélium primitif des vaisseaux. Déjà un peu après la fin du huitième jour, « les vaisseaux, dit-il (Uterus and Embryo, 1889, p. 346), ont augmenté en dimension et probablement en nombre; leur endothélium, surtout dans les grands vaisseaux, est remarquablement épais ». Après le neuvième jour : « les vaisseaux ont un revêtement endothélial considérablement épaissi; les cellules en sont colorées par le carmin aluné et l'éosine bien plus fortement que les éléments adjacents, desquels on les distingue ainsi facilement ». Après le quinzième jour (p. 374), « l'épithélium des vaisseaux est transformé en grosses cellules plus ou moins indépendantes; leur volume est très variable; leurs noyaux sont simples ou multiples, petits et réguliers, ou larges et à contours irréguliers ». De même dans sa récente note (Biolog. Central., avril 1890). il signale, au dixième jour (p. 118), « un épaississement dégénératif et irrégulier de l'endothélium des vaisseaux », et au seizième jour (page 122) « l'endothélium des vaisseaux du placenta et du périplacenta est énormément hypertrophié; on voit de plus que du bord interne de ses cellules se détachent de petites masses claires qui, sous la forme de sphérules, deviennent libres dans la lumière du vaisseau. »

C. — *Les cellules vésiculeuses.*

Nous avons distingué, et suivi dans leur évolution, les cellules vésiculeuses intermédiaires, caractérisées par leurs noyaux multi-

ples, et les cellules vésiculeuses vaso-adventices. Nous devons donc voir comment ces cellules en général, et comment leurs types différents ont été l'objet de l'attention des auteurs.

Comme Ercolani a confondu ces éléments entre eux et avec le plasmode ectoplacentaire, ne voyant en tout cela que des stades successifs de sa néoformation, nous avons déjà suffisamment rapporté ses opinions et reproduit ses figures sur les cellules vésiculeuses. Comme Ercolani, Romiti, qui les nomme également cellules déciduales, les faisait d'abord provenir uniquement d'une transformation des cellules du tissu conjonctif sous-muqueux, puis il abandonna cette manière de voir pour les faire dériver des parois vasculaires[1]. Plus récemment un autre anatomiste italien, Fr. Luzi, les a considérées comme provenant de la transformation de leucocytes sortis des vaisseaux par diapédèse [2], tandis que son compatriote Lombardini les faisait dériver du tissu conjonctif sous-muqueux, et décrivait du moins très exactement la différence entre les deux espèces de cellules : « Au douzième jour le disque placentaire maternel est presque entièrement formé de cellules polygonales renfermant un seul noyau assez volumineux ; je dis presque entièrement, parce que là où ce disque est en contact avec le placenta fœtal, les plus superficielles de ces cellules sont devenues plus grandes, arrondies ou ovoïdes, contenant chacune un grand nombre de noyaux très petits [3]. » Enfin, pour terminer cette série d'auteurs qui semblent se rattacher à l'école d'Ercolani, reproduisons la courte mention que Tafani (*Condizioni della vita fetale*, 1886, p. 90 et 91) fait des cellules vésiculeuses : « Les lobules du placenta reposent sur une saillie formée par la sérotine. Celle-ci n'est formée que de cellules grandes, multinucléées et disposées de manière à laisser entre elles des espaces suffisants pour le passage des vaisseaux... Ces cellules ont quatre, six, huit noyaux arrondis, groupés vers la périphérie ou vers le centre. Elles sont limitées par une couche de substance qui, par son mode de réfringence, diffère de celle qui constitue le corps cellulaire. Dans celui-ci on reconnaît, dans les préparations les mieux réussies, un réseau de filaments

1. Romiti, *Sulla struttura della placenta*. (*Rivista clinica*. Bologna, 1873.)
2. Francesco Luzi, *Sulla provenienza degli elementi cellulari della decidua*. (*Bolletino della Societa di Naturalisti in Napoli*, 1889, 3e année, fasc. 1, p. 72.)
3. L. Lombardini, *Sulla placenta, annotazioni*. (*Giorn. di Anat. Fis.* Pisa, 1887, n° 5.)

protoplasmiques qui, de la couche périphérique, se portent vers le groupe des noyaux et circonscrivent de grandes mailles irrégulières, allongées, pleines de matière glycogène. La disposition de ce réticulum protaplasmique des cellules de la sérotine du lapin rappelle celle que présentent certaines cellules végétales, jeunes et riches en suc cellulaire. »

Godet (*op. cit.*, 1877) a étudié avec soin les couches de cellules vésiculeuses qu'il désigne sous le nom de *couche glycogénique*. A première vue, dit-il (p. 19), cette couche présente l'aspect d'un fin réseau à alvéoles rondes, parsemé de noyaux; dans ce réseau se trouve une substance d'un éclat particulier, sous forme de croissant homogène, et ayant toutes les réactions caractéristiques du glycogène. Si l'on éraille le tissu au moyen d'aiguilles, on y voit nager des cellules qui paraissent n'avoir pas de membrane propre et qui renferment un de ces croissants homogènes. Godet est donc bien près de reconnaître que ce prétendu réseau n'est qu'apparent et que ce sont des membranes de cellules (nos cellules vésiculeuses), s'appliquant les unes contre les autres et se renforçant aux points de contact, qui produisent l'effet d'une trame réticulée. Mais comme il n'a pas pu suivre le développement de ces cellules, il s'égare dans l'interprétation, et déclare (p. 24) avoir pu se convaincre « que ce stroma est formé par une foule de cellules connectives étoilées et à noyaux, dont les prolongements, qui sont nombreux, se rencontrent, se soudent et circonscrivent par là autant d'espaces ordinairement arrondis. C'est cette couche glycogénique qui constitue le disque inférieur du placenta. » Et cependant lorsqu'il suit cette couche glycogénique vers le placenta fœtal, et arrive à notre couche vésiculeuse intermédiaire, il reconnaît fort bien les cellules multinucléées et les décrit comme cellules glycogéniques : « Les cellules (p. 29) prennent brusquement une dimension beaucoup plus considérable. Elles acquièrent ici une longueur de 88 μ, une largeur de 60 μ en moyenne, elles sont le plus souvent ovales, ou bien l'un des côtés est enfoncé par la pression d'une cellule voisine; les noyaux de 3 à 4 et plus sont ronds et renferment 2 ou 3 petits nucléoles, ils occupent ordinairement le centre de la cellule, d'où partent des filets de protoplasma qui viennent rejoindre la membrane extérieure; entre ces filets la substance est plus claire. Ces cellules contiennent aussi un croissant de glycogène, rarement parfaitement uni, le plus souvent divisé par des fentes transversales en 3, 4 ou 5 parties;

on pourrait croire que le glycogène se dépose dans les espaces que comprennent entre eux les filets protoplasmiques décrits plus haut... Ces cellules paraissent avoir une membrane propre; on remarque par endroits une substance intercellulaire ressemblant à un stroma connectif et qui semble envoyer dans l'intérieur de la cellule des filets minces qui pourraient correspondre aux filets de protoplasma dont j'ai parlé. Cependant, comme je n'ai remarqué cela qu'à des endroits isolés, je ne voudrais pas affirmer sûrement qu'il existe ici une trame de tissu conjonctif, telle que nous l'avons trouvée dans les parties externes de la couche glycogénique » (p. 31). Il est évident, après cette citation, que Godet n'a qu'imparfaitement compris les dispositions des cellules vésiculeuses, tout en ayant le mérite d'avoir localisé en elles la fonction glycogénique du placenta.

Déjà H. Masquelin et Swaen[1] donnent des indications plus précises sur les cellules vésiculeuses et leurs origines. Dès le huitième jour ils signalent que « les vaisseaux du derme de la muqueuse sont entourés d'une gaine de cellules spéciales, gaine et tissu périvasculaires, destinées à prendre plus tard un énorme développement. Ce sont deux, quelquefois trois rangées de cellules globuleuses, rendues polyédriques par leur compression réciproque. Le corps de ces cellules est très clair, transparent, homogène et contient un noyau sphérique ou ovalaire, logé vers le milieu de la cellule et entouré d'une couche de protoplasma finement granulée qui envoie de fins prolongements ramifiés vers la périphérie de la cellule » (p. 7) : « On peut aisément constater que ces cellules proviennent des cellules du tissu conjonctif qui se modifient à la surface de la gaine périvasculaire et prennent peu à peu les caractères des cellules globuleuses de ce tissu (p. 8). » Au neuvième jour, « les gaines périvasculaires se développent de plus en plus et sont formées de couches de plus en plus nombreuses des cellules précédemment décrites. Cet épaississement des gaines périvasculaires a pour résultat de diminuer d'autant le tissu conjonctif ordinaire interposé entre ces gaines, et cela à tel point que le tissu périvasculaire forme bientôt la masse principale du derme » (p. 9 et 10). On voit qu'à tous égards Masquelin et Swaen ont compris comme nous les cellules vésiculeuses vaso-adventices.

1. H. Masquelin et A. Swaen, Premières phases du développement du placenta maternel chez le lapin. (*Bullet. de l'Acad. Roy. de Belgique.* Juillet 1879.)

Quant aux cellules vésiculeuses intermédiaires, ces auteurs les distinguent très bien, mais ils s'égarent complètement quant à leur origine et mode de formation. « La surface du placenta maternel, immédiatement au contact des villosités du placenta fœtal, se transforme en grandes cellules, auxquelles nous réservons le nom de *cellules sérotines*. Ce sont d'énormes éléments cellulaires polyédriques, renfermant trois à quatre et cinq noyaux ovalaires nucléolés et volumineux. Le corps de ces cellules est constitué pour la plus grande partie par une substance claire, homogène, transparente, ne se colorant pas dans les réactifs; les noyaux sont logés vers leur centre au milieu d'une masse de protoplasma finement granulée, qui envoie dans toutes les directions de fins prolongements très délicats, s'anastomosant entre eux et gagnant la périphérie de la cellule en se ramifiant de plus en plus » (p. 14). « Il est positif que la plus grande masse des cellules sérotines, qui formeront plus tard la couche superficielle du placenta maternel, ne sont que les cellules agrandies et modifiées des gaines périvasculaires. Mais, d'autre part, nous croyons qu'il est infiniment probable qu'une partie de ces cellules, celles qui se forment en premier lieu vers la surface du placenta maternel, ont une origine épithéliale... » (p. 15). Dès ce moment Masquelin et Swaen confondent les cellules vésiculeuses intermédiaires avec le plasmode ectoplacentaire, avec la couche plasmodiale endovasculaire, et ils voient dans toutes ces parties se former les prétendues cavités hématoblastiques dont nous avons retracé l'histoire, à propos des premières phases de la formation de l'ectoplacenta. Il n'y a donc pas lieu de reproduire ici les critiques précédemment formulées.

En 1883, Laulanié, sans paraître connaître les travaux précédents, reprend, à peu près dans les mêmes termes, la description des cellules vésiculeuses et de leur origine [1]. Au-dessous de ce qu'il appelle la *zone fonctionnelle* du placenta (notre ectoplacenta), il décrit, entre cette zone et la musculature, une épaisse couche, qui, sur la coupe, apparaît d'un blanc bleuâtre comme le tissu cartilagineux, et que, pour cette raison, il nomme *chondroïde*. « A l'aide de forts grossissements, ce tissu chondroïde paraît formé de cellules rondes ou le plus souvent polyédriques et pourvues d'une membrane d'enveloppe très

1. Laulanié, *Sur quelques points de la structure du placenta des lapins*. (*Compt. rend. Acad. des Sciences*, 1883, t. 96, p. 1588.)

délicate. Le corps de la cellule, remarquable par sa transparence, est formé par une substance hyaline qui occupe toute la cellule et ne laisse subsister aucune trace de protoplasma granuleux. Au centre, se trouve un noyau petit, vivement coloré en rose par le picro-carminate d'ammoniaque. Tous ces éléments sont étroitement rapprochés sans aucune interposition de substance fondamentale, et rappellent par leur agencement le tissu de la corde dorsale d'un embryon de poulet... A ces éléments s'en ajoutent d'autres beaucoup plus rares, mais fort remarquables; ce sont des cellules très volumineuses, claires comme les précédentes, elliptiques, pourvues d'une membrane d'enveloppe très fine et dont le corps hyalin, ou quelquefois partiellement granuleux, contient un très grand nombre de noyaux... » Dans son mémoire de 1888 (*Cellules géantes*, p. 116 et suivantes) Laulanié revient sur la description de ces cellules vésiculeuses multinucléées, qu'il considère comme des cellules chez lesquelles « l'énergie proliféralrice s'épuise au noyau qui se multiplie exclusivement, le protoplasma se bornant à augmenter de volume ».

Masius décrit avec soin les cellules vésiculeuses : nous reproduisons seulement le paragraphe par lequel, dans ses conclusions, il résume ses observations à ce sujet[1]. « Les vaisseaux de la muqueuse s'entourent d'une gaine de cellules qui sont toutes dérivées des éléments cellulaires fixes du derme. Ces gaines, en se développant par division mitosique des cellules qui les constituent, acquièrent de très grandes dimensions et forment la masse dominante du derme dans les stades avancés de la genèse du placenta... Plus tard les contours des cellules deviennent de plus en plus nets, le protoplasma se concentre autour des éléments nucléaires et, de là, envoie de fins prolongements vers la périphérie de la cellule... Les cellules des gaines arrivées à ce stade constituent les cellules dites ***sérotines*** ou ***déciduales*** et forment la plus grande masse du derme. »

Dans tous les auteurs dont nous venons de reproduire des extraits, on voit que sur plus d'un point l'histoire qu'ils donnent des cellules vésiculeuses diffère de celle que nous avons tracée et figurée : ainsi la plupart considèrent les cellules vésiculeuses intermédiaires (multinucléées), comme un stade ultérieur de l'évolution des cellules vésiculeuses vaso-adventices (uninucléées), tandis que nous avons vu que chacune de ces formations a son origine indépendante dans

1. J. Masius, *De la genèse du placenta chez le lapin.* (*Archives de Biologie*, Liège, 1889, t. X.)

les éléments du tissu conjonctif de la muqueuse utérine. Minot seul a donné de ces éléments et de leur origine indépendante une description conforme à la nôtre en tous points, si ce n'est pour le détail de la formation des cellules vésiculeuses multinucléées, comme nous allons le voir par quelques citations. Déjà après la fin du septième jour (*Uterus and Embryo*, p. 344), il signale autour des vaisseaux « une lame condensée de tissu conjonctif représentant le commencement des cellules déciduales périvasculaires ». Il distingue bien (p. 345) la zone subglandulaire (notre couche intermédiaire), formée de larges cellules multinucléées, et la zone externe formée de cellules déciduales à un seul noyau. Il insiste (p. 349) sur l'origine des cellules périvasculaires par transformation des éléments du tissu conjonctif, et montre (p. 359) comment ces cellules arrivent à remplir entièrement tout l'espace qui est entre les vaisseaux. Quant à l'origine des multinucléées, c'est ici que ses observations ont été certainement insuffisantes : « leur origine (p. 361) semble due au développement de certains groupes de cellules du tissu connectif, groupes qui sont épars entre les vaisseaux. Chacun de ces groupes est formé de trois à six cellules placées côte à côte et réunies par de courts prolongements... Ces groupes sont séparés les uns des autres par des membranes, et chaque groupe inclus dans une même membrane prend ainsi l'apparence d'une cellule multinucléée. Le développement de ces formations demande certainement de nouvelles recherches. »

A l'histoire des cellules vésiculeuses se rattachent encore deux questions : 1° la couche des cellules vésiculeuses protectrices ou permanentes ; 2° la dégénérescence et la résorption des diverses cellules vésiculeuses (moins celles dites permanentes ou protectrices).

La couche des cellules vésiculeuses protectrices nous semble indiquée, quoique d'une manière peu explicite, par quelques auteurs. — Godel dit (p. 25) : « Les parties les plus externes de la couche glycogénique ont une texture plus compacte que les parties internes plus rapprochées du placenta proprement dit. Elles forment une région dont l'épaisseur est la même sur toute l'étendue du placenta et dans laquelle les vaisseaux, quoique nombreux, sont encore peu dilatés, de manière à laisser au tissu l'aspect d'une masse continue percée ici et là d'ouvertures vasculaires. » Mais, dans la figure à laquelle il renvoie, on voit qu'il a singulièrement exagéré l'épaisseur

de la couche en question, si tant est qu'en effet il s'agisse bien, dans sa description, de notre couche vésiculeuse permanente. — Minot ne figure pas, dans son schéma (voir fig. XIV ci-dessus), cette couche, mais c'est certainement à elle qu'il fait une courte allusion en disant (p. 374) : « Dans la zone externe, au quinzième jour, on remarque que la dilatation des vaisseaux est bien moins prononcée dans le voisinage de la musculature; on peut, à ce point de vue, distinguer cette zone en un feuillet externe compact et un feuillet interne caverneux. »

Quant à la dégénérescence et la résorption de l'ensemble des formations de cellules vésiculeuses, elle a été, plus ou moins bien exactement, signalée par tous les auteurs. Tous y voient un processus qui prépare le détachement du placenta. « Au fur et à mesure, dit Laulanié (Acad. des Sc., 1883, p. 1591), que le développement progresse, le placenta grossit naturellement, mais le stroma hyalin y subit une réduction croissante, due à la marche envahissante du processus dégénératif de la gestation; les travées de la zone caverneuse sont presque entièrement détruites, la zone chondroïde est considérablement amincie et la rupture du placenta est ainsi toute préparée. » A ce dernier égard, Godet nous semble avoir vu les choses d'une manière qui se rapproche davantage du processus que nous avons décrit lorsqu'il dit (*op. cit.*, 1877, p. 33) : « Dans le placenta arrivé au terme de son développement, la séparation se fait au niveau de la couche musculaire, dans le tissu connectif qui la recouvre; elle n'est point favorisée par une dégénérescence graisseuse, mais par cette tendance de la substance connective qui rattache le placenta à la paroi utérine, à devenir de plus en plus lâche et ténue. » Citons encore le passage suivant de Tafani (*Condizioni uteroplacentari*, 1886, p. 91), qui sera à retenir lorsque nous discuterons, dans une étude d'ensemble, la fameuse question du lait utérin : « Les cellules de la sérotine se détruisent et diminuent ainsi de nombre à mesure des progrès de la gestation. Celles placées près des bords du placenta se présentent infiltrées de gouttelettes de graisse teinte en noir par l'acide osmique. En se détruisant, elles tombent autour du pédoncule du placenta, et y forment, avec d'autres éléments, le lait utérin. »

D. — *La vésicule ombilicale.*

Nous arrivons à une des parties les plus intéressantes de l'évolu-

tion des annexes de l'embryon du lapin : l'invagination de l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale dans l'hémisphère inférieur, la dégénérescence et la résorption de ce dernier, de sorte que, vers la fin de la gestation, l'enveloppe la plus extérieure de l'œuf est formée non par l'ectoderme, mais bien par l'entoderme, et la surface externe de l'œuf est représentée par une portion de la surface interne de la vésicule ómbilicale.

Avant d'examiner comment ces faits ont été vus et interprétés par les auteurs, il ne sera pas inutile de les récapituler rapidement, à l'aide de figures schématiques. Telles sont les figures XV à XXIV, dans lesquelles les seules formations appartenant à l'embryon ont

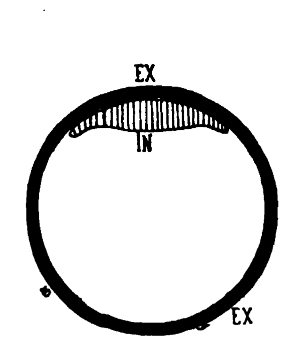


Fig. XV. — Schéma de l'œuf de la lapine à la fin du quatrième jour. — *EX*, ectoderme; — *IN*, masse de cellules entodermiques.

Fig. XVI. — Schéma de l'œuf au sixième jour : l'entoderme (*IN*) double seulement l'ectoderme de l'hémisphère supérieur.

été représentées, à l'exclusion de tout ce qui est formation maternelle. Indépendamment de leur usage pour l'étude de la vésicule ombilicale, ces figures permettent de prendre, en un rapide coup d'œil, une idée exacte de la formation ectoplacentaire. Dans toutes ces figures, tout ce qui est ectoderme est représenté par une épaisse ligne noire pleine; tout ce qui est entoderme est figuré comme un épithélium cylindrique; tout ce qui est mésoderme est représenté par des cellules rondes ou aplaties.

Reprenant les choses dès les stades les plus primitifs (il nous sera nécessaire de partir de ces stades pour comparer les membranes de l'œuf du lapin avec ces mêmes membranes chez les rongeurs à feuillets inversés), la figure XV représente l'œuf vers le cinquième jour, alors qu'il est composé d'une paroi ectodermique (*ex*) complète, doublée, seulement sur une faible étendue de sa face interne, par un amas de cellules entodermiques (*in*).

Dans la figure XVI on voit que cette masse entodermique s'étale en une couche qui forme l'entoderme, s'étendant d'abord seulement sur l'hémisphère supérieur de l'œuf.

Dans la figure XVII, outre que l'entoderme commence à s'étendre sur l'hémisphère inférieur, on voit que l'hémisphère supérieur commence à présenter deux formations dérivées de l'ectoderme, d'une part la gouttière médullaire (GM) et d'autre part l'épaississement ectodermique dit lame ectoplacentaire (EP). On voit de plus le mésoderme (MS) entre les deux autres feuillets.

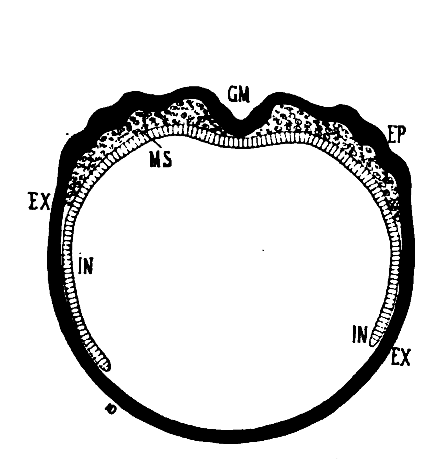


Fig. XVII. — Schéma de l'œuf au septième jour. — *EX* et *IN*, comme précédemment; — *MS*, mésoderme; — *GM*, gouttière médullaire; — *EP*, lame ectoplacentaire.

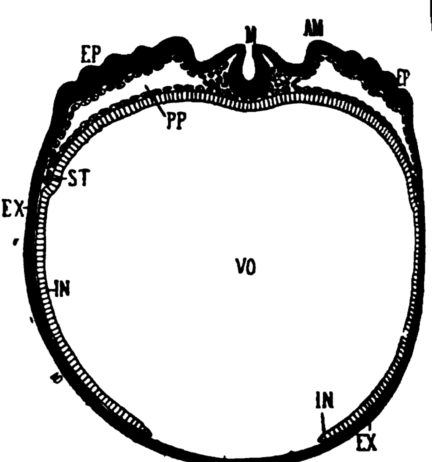


Fig. XVIII. — Schéma de l'œuf après le huitième jour. — *M*, gouttière médullaire presque transformée en canal; — *AM*, première indication des replis amniotiques; — *PP*, cavité pleuro-péritonéale; — *ST*, région du sinus terminal; — *VO*, cavité de la vésicule ombilicale. (Comparer avec la fig. 16 de la Pl. I.)

Dans la figure XVIII, les replis de l'amnios apparaissent (AM), entre la lame ectoplacentaire et le rudiment embryonnaire (M, gouttière médullaire en voie d'occlusion). Le feuillet moyen, représenté par les deux lames (fibro-cutanée et fibro-intestinale) entre lesquelles est la cavité pleuro-péritonéale ou cœlome (PP), s'étend jusqu'à l'équateur de l'œuf; c'est à cet équateur que va se dévolopper (en ST) le sinus terminal.

Dans la figure XIX, les deux replis amniotiques sont près de se rejoindre (en AM); le sinus terminal est formé (en ST); pour plus de clarté, nous n'avons, sur cette figure, pas plus que sur les suivantes, représenté les vaisseaux; c'est donc seulement la place du

sinus terminal qui est indiquée par ST. Dès ce moment le feuillet moyen a atteint toute l'extension qu'il doit avoir; il ne dépassera pas l'équateur de l'œuf, la région ST. Les parois de la cavité de la vésicule ombilicale (VO) peuvent donc dès maintenant être distinguées en deux hémisphères : 1° un hémisphère supérieur (HS), correspondant à l'hémisphère auquel appartient l'embryon; là, l'entoderme est doublé par une lame mésodermique, la lame fibro-intestinale; 2° un hémisphère inférieur (HI), où le mésoderme n'a pas pénétré

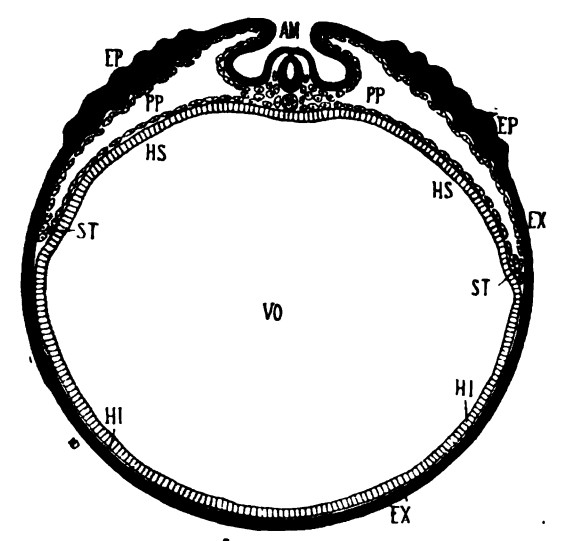


Fig. XIX. — Schéma de l'œuf au neuvième jour. — *AM*, amnios en voie d'occlusion; — *ST*, sinus terminal; — *HS*, hémisphère supérieur; — *HI*, hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale (VO). — (Comparer avec la fig. 22 de la Pl. II.)

et ne pénétrera pas ultérieurement, et où par suite la paroi de l'œuf est constituée simplement par l'ectoderme doublé de l'entoderme. La limite entre ces deux hémisphères correspond à l'équateur de l'œuf, c'est-à-dire à la zone circulaire tracée par le sinus terminal. La suite des figures est destinée à montrer comment l'hémisphère supérieur s'invagine graduellement dans l'hémisphère inférieur, et comment, ce dernier disparaissant, l'hémisphère supérieur, retourné, arrive à former la membrane la plus superficielle de l'œuf.

Déjà dans la figure XX, au dixième jour, l'hémisphère supérieur (HS) a cessé d'être convexe en haut, et s'étend comme un diaphragme horizontal qui rejoint la périphérie de l'œuf au niveau du sinus terminal, et divise la cavité de l'œuf en deux étages, l'inférieur

très simple représenté par la cavité de la vésicule ombilicale, le supérieur plus complexe comprenant l'embryon avec l'amnios, la cavité pleuro-péritonéale ou cœlome, et, au-dessus, les deux formations ectoplacentaires, réunies entre elles par la lame inter-ectoplacentaire (IE), et réunies à la région du sinus terminal par la lame ou zone inter-ombilico-placentaire (IOP).

Dans la figure XXI, au douzième jour, l'hémisphère supérieur de la paroi de la vésicule ombilicale commence à descendre dans la

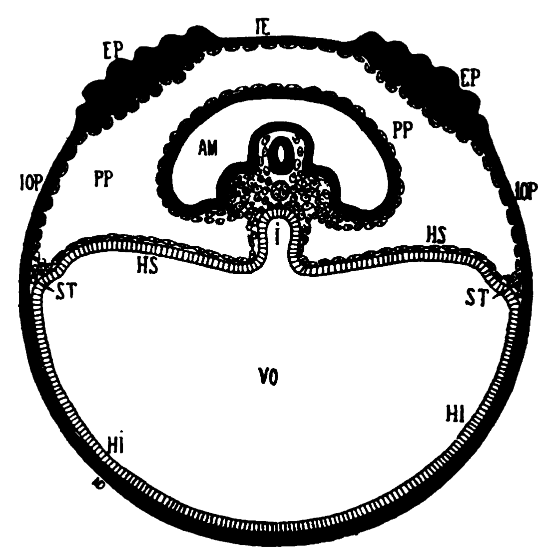


Fig. XX. — Schéma de l'œuf au dixième jour. — *IE*, lame inter-ectoplacentaire; — *IOP*, lame inter-ombilico-placentaire; — *I*, intestin. — Les autres lettres comme ci-dessus. (Comparer avec la fig. 26 de la Pl. III.)

cavité de cette vésicule, cavité qui, de sphérique qu'elle était primitivement, devient cupuliforme, en croissant, sur une coupe, avec concavité en haut. On voit en même temps que l'allantoïde s'est développée et porte des éléments mésodermiques (et des vaisseaux non figurés) à la face profonde des deux formations ectoplacentaires.

Dans la figure XXII, environ au quinzième jour, l'hémisphère supérieur est de plus en plus descendu dans la cavité de la vésicule ombilicale (VO); en même temps les éléments ectodermiques et entodermiques de l'hémisphère inférieur commencent à entrer en dégénérescence, à être résorbés, c'est pourquoi ils sont ici représentés par des traits interrompus. Seule la partie de cet hémisphère

adhérente à la région du sinus terminal reste intacte, et sera plus ou moins conservée, sous le nom de zone résiduelle (R), faisant suite à la zone inter-ombilico-placentaire.

Sur la figure XXIII, environ au dix-septième jour, il ne reste plus de cet hémisphère inférieur que des débris méconnaissables, représentés ici schématiquement par une ligne pointillée (Hl); au contact de ces débris est arrivé l'hémisphère supérieur (HS), de sorte qu'il n'y a réellement plus de cavité de la vésicule ombilicale (voir

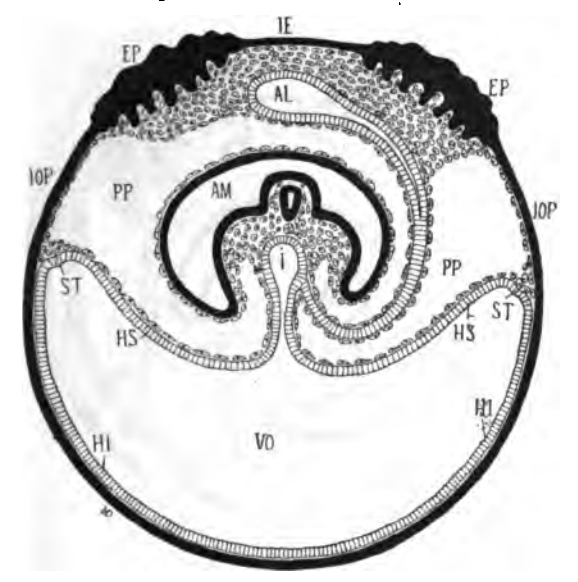


Fig. XXI. — Schéma de l'œuf au douzième jour. — *AL*, allantoïde. — Les autres lettres comme ci-dessus. (Comparer avec la fig. 31 de la Pl. IV.)

VO dans les figures précédentes). Par suite de l'inégale croissance des parties, la zone inter-ombilico-placentaire (IOP) est devenue relativement étroite, courte; la zone résiduelle (R) lui fait suite, appendue à la région du sinus terminal.

Enfin la constitution définitive de l'œuf, environ au vingt-quatrième jour, est schématisée dans la figure XXIV. On n'a pas figuré l'embryon (dans la cavité amniotique, AM), mais seulement les deux pédicules ou cordons qui en partent, et qui portent, l'un les vaisseaux à la paroi de la vésicule ombilicale (POM, pédicule omphalo-mésentérique), l'autre les vaisseaux au placenta (PAL, pédicule des vaisseaux allantoïdiens); la cavité de l'allantoïde est sans doute disparue (nous avons dit précédemment que, à ce stade, nos obser-

vations étaient encore insuffisantes sur les transformations subies par l'allantoïde). On voit qu'à cette époque la plus grande partie de la surface de l'œuf est formée par la portion de vésicule ombilicale (HS) retournée et présentant à l'extérieur sa surface primitivement interne. C'est que toute trace de l'hémisphère inférieur de cette vésicule a disparu; il n'en reste qu'un fragment méconnaissable, la zone résiduelle très courte à ce stade (R,R). Le reste de la surface est formé par l'ectoderme, constituant la lame inter-ectopla-

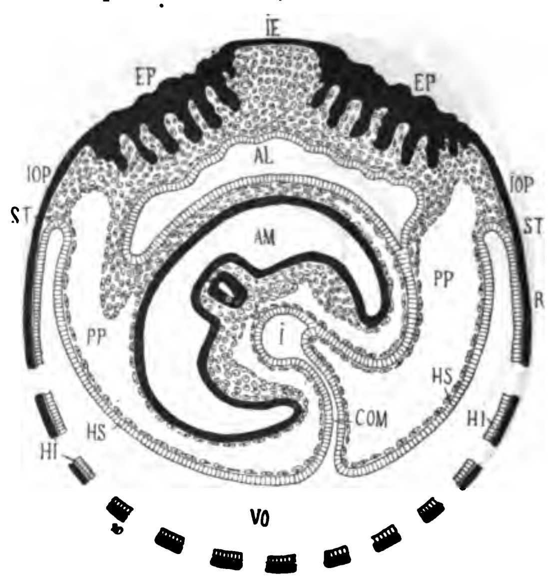


Fig. XXII. — Schéma de l'œuf au quinzième jour. — *HI*, hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale en voie d'atrophie et de résorption; — *R*, la zone résiduelle de cet hémisphère; — *COM*, canal omphalo-mésentérique. — Les autres lettres comme précédemment. — (Comparer avec la fig. 38, Pl. IV.)

centaire (IE), le placenta (ectoplacenta, EP), et la zone inter-ombilico-placentaire (IOP) devenue relativement très peu étendue, par suite de l'inégale croissance des parties.

De l'étude de ces schémas résulte deux faits solidaires l'un de l'autre, mais que nous devons examiner à part au point de vue d'une étude historique et critique, à savoir : 1° le changement de forme de la vésicule ombilicale par descente, invagination, retournement de sa moitié supérieure; 2° la résorption de sa moitié inférieure, d'où il résulte que la plus grande partie de la surface de l'œuf est formée non plus par un revêtement ectodermique, mais bien par un épithélium entodermique.

1° *Invagination de la vésicule ombilicale.* — C'est un fait connu depuis longtemps ; mais, d'une part, les ouvrages classiques en attribuent généralement la première indication à Bischoff; et, d'autre part, dans quelques travaux récents, on semble ne pas tenir assez compte du degré jusqu'auquel est portée cette invagination. Il y a donc intérêt à rechercher ce qui avait été fait à ce sujet avant Bischoff, et à bien établir que l'invagination est bien réellement poussée jusqu'à effacer complètement la cavité de la vésicule ombilicale.

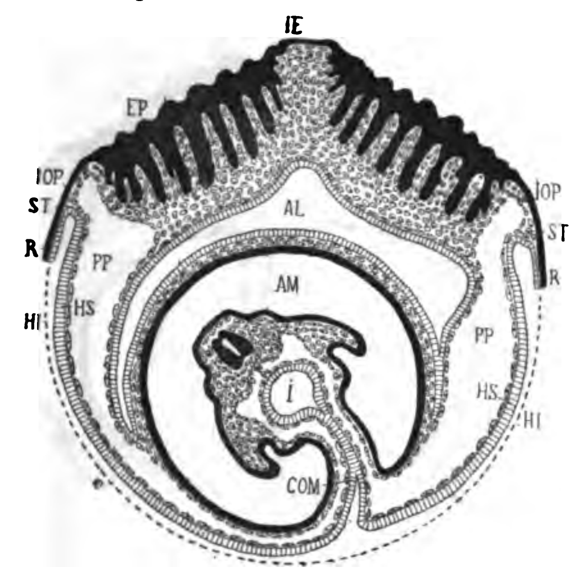


Fig. XXIII. — Schéma de l'œuf au dix-septième jour. — *HI*, derniers débris de l'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale; — *R*, sa zone résiduelle. — (Comparer avec la fig. 44 de la Pl. V.)

Needham [1] paraît être le premier qui ait signalé la disposition en question : « In cuniculo, membrana hæc magna est et integrum fœtum eodem fere modo ambit quo urinaria [2] in cane, et tandem cavitatem sub placenta format quæ lotio destinari videtur. Fere semilunaris est, convexa parte fœtum ambit, concava placentam attingit, inflata renem humanum tum figura, tum magnitudine æquat. Vasis variegatur, quæ si accurate prosequaris, videbis non ad placentam colligi, sed ad funiculum descendere, indeque abdomen perforare et ad mesenterium pergere et vasa omphalomesen-

1. *De formato Fœtu*, Londini, 1667.
2. L'allantoïde.

terica constituere. » Cuvier, en 1817 [1], rappelle et confirme l'observation de Needham : « Needham, dit-il (*op. cit.*, p. 103), a découvert la vésicule ombilicale, qu'il nomme la quatrième membrane. Il a même parfaitement reconnu la position inverse de l'allantoïde et de la quatrième membrane dans les rongeurs, car au lieu que dans les carnassiers c'est la première qui enveloppe l'autre, dans les rongeurs elle en est enveloppée. » Et plus loin (p. 114) : « Le fait

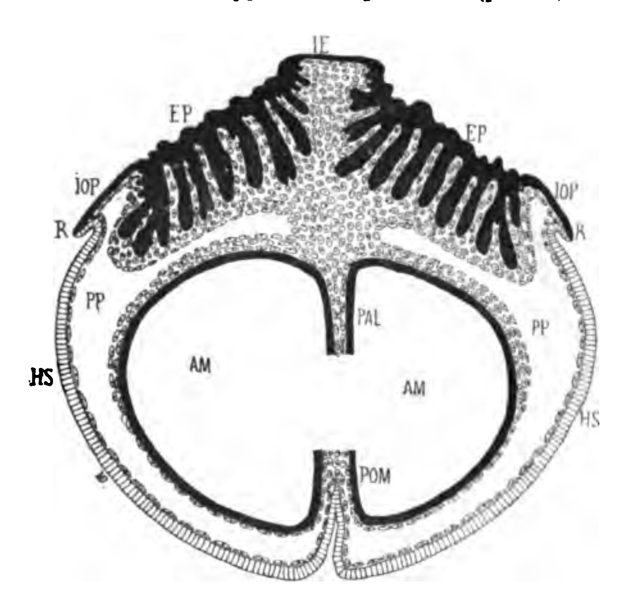


Fig. XXIV. — Schéma de l'œuf au vingt-quatrième jour, — *AM*, cavité de l'amnios, dans laquelle n'a pas été figuré le corps de l'embryon ; — *POM*, cordon contenant les vaisseaux omphalo-mésentériques ; — *PAL*, cordon contenant les vaisseaux allantoïdiens ou du placenta.

est que dans ces animaux c'est la vésicule ombilicale qui l'emporte en grandeur sur l'allantoïde; c'est elle qui tapisse le chorion par dedans et l'amnios par dehors; c'est elle qui enveloppe l'amnios d'une double coiffe, tandis que l'allantoïde reste entre le fœtus et le placenta, enveloppée dans la même double coiffe que l'amnios, et à peu près à la place où la vésicule est ordinairement. »

Mais il faut arriver à Coste pour trouver une indication précise de ces dispositions et de la manière dont elles s'établissent. Dans

1. *Mémoire sur les œufs des quadrupèdes.* (*Mémoires du Muséum d'histoire naturelle.* t. III, 1817, p. 98).

son mémoire de 1834 [1] Coste donne, pour montrer les transformations de la vésicule ombilicale chez le lapin, une série de figures dont nous reproduirons la dernière (fig. XXV) représentant l'état achevé : « L'œuf, dit-il (p. 39), est déprimé du côté de la ligne mésométrique : la dépression devient de plus en plus sensible à mesure que l'embryon augmente de volume; c'est ainsi que, par son accroissement successif, il finit par se loger dans un enfoncement de la portion de la vésicule blastodermique qui sort de son

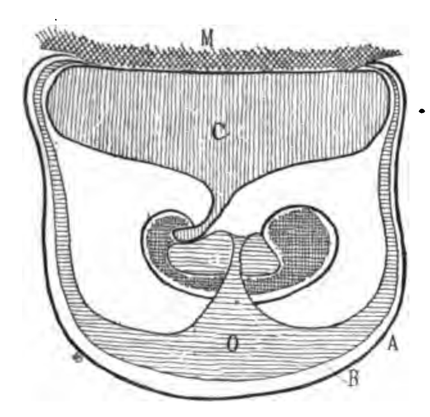


Fig. XXV. — (Coste, 1834, fig. 7.) Légende de Coste : OEuf à une époque fort avancée de son développement, la membrane corticale a été absorbée : — *A*, membrane vitelline; — *B*, vésicule ombilicale dont la voûte supérieure s'est rapprochée de l'inférieure jusqu'au contact; — *C*, vessie ovo-urinaire, qui, après avoir perforé la membrane vitelline, est venue sur la face mésentérique de la matrice pour former le placenta par son adhérence; — *M*, ligne mésométrique. (La figure de Coste est coloriée, et les couleurs différentes attribuées à l'allantoïde et à la vésicule ombilicale rendent saillants les rapports des parties : nous avons remplacé ici ce mode de représentation par la direction différente des traits qui dessinent les cavités des deux vésicules.)

ventre, sous le nom de vésicule ombilicale, et s'en coiffe comme d'un double bonnet, ou d'une double voûte dont le feuillet fœtal, qui se prolonge dans le ventre de l'embryon par sa partie centrale, est appliqué sur toute l'étendue de la portion de membrane vitelline correspondante aux circonvolutions tuméfiées, et dont le feuillet externe tapisse tout le reste de la face interne de cette même membrane vitelline. Ces deux feuillets continus de la vésicule ombilicale sont d'abord très éloignés l'un de l'autre, et alors le fluide qui les tient écartés augmente de densité; mais bientôt, ce fluide disparaissant progressivement, ils finissent par se rapprocher jusqu'à ce qu'ils arrivent à un contact immédiat, ce rapprochement est opéré

1. *Recherches sur la génération des mammifères par Coste, suivies de recherches sur la formation des embryons par Delpech et Coste,* Paris, 1834.

par la naissance et le développement de la vessie ovo-urinaire.

En 1837, dans son petit traité d'embryologie [1], Coste revient sur le même sujet et le précise aussi nettement (p. 473) : « ... le fœtus augmente de volume; d'un autre côté aussi, le placenta se développe de plus en plus. Or comme le placenta et le fœtus sont recouverts par la voûte vasculaire de la vésicule ombilicale, il s'ensuit que cette voûte est refoulée par eux vers la voûte non vasculaire, et que l'espace qui les sépare diminue, d'une manière très sensible, le liquide interposé étant résorbé progressivement. Il s'ensuit aussi que la voûte vasculaire, pour faire place au placenta et au

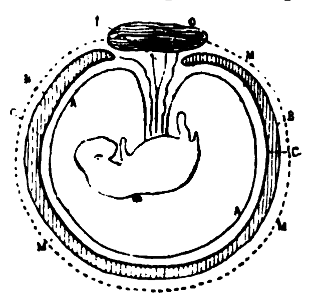


Fig. XXVI. — (Dutrochet, Pl. 26, fig. 5.) Légende de Dutrochet : Coupe idéale de l'œuf de lapin ; — *mmm*, épióne ; — *bb*, lame externe de la vésicule ombilicale reployée, ainsi que sa lame interne, *cc*, autour de l'ammios *aa* ; — *o*, placenta composé de deux couches et formé par un développement particulier de la vessie ovo-urinaire, dont une portion, *i*, subsiste encore.

fœtus recouvert de son amnios, est obligée de s'éloigner des circonvolutions tuméfiées, sur toute la surface desquelles elle était étalée dès l'origine, et à n'être plus en contact avec elles que dans le pourtour du gâteau placentaire en voie de développement. »

En cette même année 1837, des observations sur le même sujet étaient publiées, en France par Dutrochet, en Allemagne par de Baer.

Nous reproduisons (fig. XXVI) le dessin schématique dont Dutrochet accompagne sa description [2] : « Le placenta, dit-il, est divisé en deux couches par un sillon (*o*); il reçoit exclusivement les vaisseaux ombilicaux, dans l'intervalle desquels on aperçoit une vésicule (*i*), qui communique avec la vessie du fœtus, et qui par consé-

1. Coste, *Embryogénie comparée, cours sur le développement de l'homme et des animaux*, Paris, 1837.

2. Dutrochet, *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, t. II, Paris, 1837, p. 296.

quent est la cavité ovo-urinaire, ou plutôt le reste de cette cavité qui a échappé à l'oblitération. Le reste du pourtour de l'œuf offre extérieurement une couche membraneuse sans vaisseau (*m m*), ici figurée par une ligne ponctuée, et que je considère comme l'épiône. G. Cuvier lui donne le nom de chorion. Au-dessous de cette épiône se trouvent deux enveloppes vasculaires superposées et en contact, mais non adhérentes l'une à l'autre (B, C). La plus extérieure (B) de ces enveloppes, recouverte presque partout par l'épiône, et occupant la place où se trouve l'exochorion dans l'œuf des autres mammifères, se glisse sous le placenta dont elle tapisse la face inférieure; elle se réfléchit ensuite sur le cordon ombilical, pour se



Fig. XXVII (de Baer, 1837, Pl. IV, fig. 20).

continuer avec l'enveloppe intérieure (C), laquelle, en contact immédiat avec l'amnios (A), occupe la place où se trouve l'endochorion dans l'œuf des autres mammifères. Les deux enveloppes vasculaires dont il est ici question, reçoivent exclusivement les vaisseaux omphalo-mésentériques : ainsi nul doute qu'elles ne soient formées par la plicature de la vésicule ombilicale. Il résulte de là que le fœtus, revêtu de son amnios, au lieu d'être enveloppé par la double coiffe formée par la plicature de la vessie ovo-urinaire, comme cela a lieu chez les autres mammifères, se trouve ainsi enveloppé par une double coiffe formée par la plicature de la vésicule ombilicale. Le mécanisme de l'enveloppement est le même; mais les deux poches ou vésicules ont changé de rôle; le fœtus, muni de son amnios, s'est enfoncé dans une dépression profonde de sa vésicule ombilicale... »

De Baer, étudiant la vésicule ombilicale dans la série des mammifères [1], la décrit ainsi chez le lapin : « Le sac vitellin, dans son

1. K.-E. v. Baer, *Ueber Entwicklungeschichte der Thiere* (*Zweiter Theil.* Konigsberg, 1837).

développement, ne reste nullement confiné à la région ventrale de l'embryon; il s'étend entre l'amnios et la membrane séreuse, de sorte qu'il s'insinue jusqu'à la région dorsale de l'embryon, et dépasse cette région pour arriver de l'autre côté de la région ventrale, sans cependant rejoindre son point de départ, empêché qu'il en est par la présence du gâteau placentaire interposé sur son trajet. Le sac vitellin prend ainsi la forme qu'affecte l'allantoïde chez les oiseaux. » Nous reproduisons ici (fig. XXVII) la figure 20 de sa planche IV, figure à laquelle il renvoie pour compléter sa description.

Dans tous les auteurs que nous venons de citer on trouve exprimée, soit seulement par la disposition de leurs schémas, soit plus explicitement dans leur texte, cette erreur que le feuillet interne (invaginé) de la vésicule ombilicale est en contact immédiat avec la surface externe de l'amnios. Les embryologistes n'avaient pas encore porté leur attention sur le prolongement extra-embryonnaire de la cavité pleuro-péritonéale, sur ce que, depuis Dastre, on appelle le *cœlome externe* [1]. C'est avec Bischoff que cette erreur commence à disparaître et que nous trouvons un schéma plus exact des membranes de l'œuf de lapin : « Tandis que, dit Bischoff [2], l'allantoïde croît et s'étend sur la totalité des renflements utérins, il s'amasse entre elle et le pourtour de la vésicule ombilicale jusqu'alors immédiatement appliquée sur elle, un liquide qui peu à peu éloigne cette portion de la vésicule ombilicale de ce côté de l'œuf, et la repousse de l'autre côté, où la vésicule s'applique déjà immédiatement au chorion... Le liquide au milieu duquel l'embryon se trouve maintenant, dans son amnios, continuant de s'accumuler entre l'allantoïde et la vésicule ombilicale, la portion de celle-ci qu'il a

1. « Chez les rongeurs, le tissu conjonctif qui, chez les ruminants, relie les annexes de l'embryon, se condense autour des organes contenus dans l'enveloppe vitelline, et, se raréfiant au centre, forme un espace considérable rempli par un véritable liquide séreux... On n'a point donné de nom à la cavité qui le renferme; nous proposons, pour cette séreuse supplémentaire, le nom de *cœlome externe* » (Dastre, L'allantoïde et le chorion chez les mammifères, Paris, 1876, p. 33 et 35). En réalité la cavité du cœlome externe ne se forme pas par condensation d'un tissu conjonctif embryonnaire inter-annexiel; elle préexiste, depuis le moment du clivage du feuillet moyen et la formation de la fente pleuro-péritonéale dont elle est la partie extra-embryonnaire; mais le processus décrit par Dastre n'en est pas moins très exact, sinon pour le grand cœlome externe, du moins par les cœlomes accessoires que nous avons décrits dans l'espace inter-ectoplacentaire d'une part, et d'autre part dans la zone inter-ombilico-placentaire.

2. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies* (Braunschweig, 1842, p. 137). — Voy. aussi la traduct. qu'en a donnée Jourdan, à la suite de : Bischoff, *Traité du développement de l'homme et des mammifères*, Paris, 1843, p. 697.

soulevée est repoussée tout contre celle qui s'applique à l'autre côté de l'œuf, et comme le liquide autrefois contenu dans la vésicule diminue dans la même proportion, les deux portions de cette vésicule finissent par se toucher tout à fait. La communication entre elle et l'embryon acquiert de plus en plus la forme d'un conduit, appelé canal omphalo-mésentérique... »

Avec Bischoff la connaissance des annexes de l'œuf de lapin devient donc plus précise; mais dans sa description, comme dans celles des auteurs qui l'ont précédé, subsiste encore un point con-

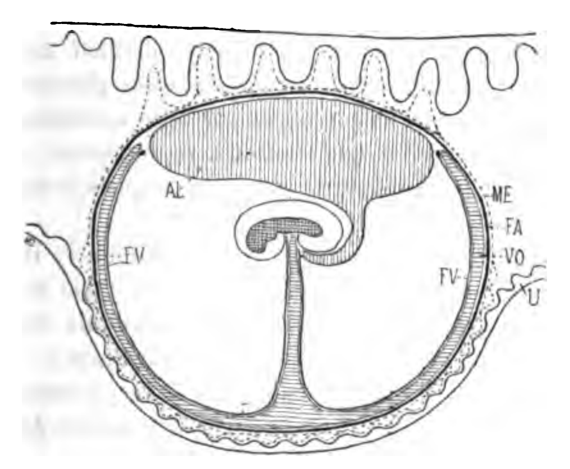


Fig. XXVIII. — (Bischoff, 1842, Pl. XVI, fig. 8.) *ME*, membrane externe de l'œuf; — *FA*, feuillet animal de la vésicule blastodermique; — *VO*, vésicule ombilicale, feuillet végétatif; — *FV*, feuillet vasculaire; — *AL*, allantoïde.

testable, c'est celui de la persistance à la surface de l'œuf de l'ancienne membrane vitelline de l'ovule (voir fig. XXV, d'après Coste, en A; — fig. XXVIII, d'après Bischoff, en ME). Dutrochet donnait à cette membrane le nom d'*épiône*, et peut-être pourrait-on inférer de là qu'il en faisait une production étrangère à l'œuf lui-même, une formation analogue à la caduque de Hunter; mais ses termes ne sont pas précis à cet égard. (Voy. *Mémoires pour servir*, etc., t. II, p. 277.) C'est seulement de nos jours qu'on a reconnu que la membrane vitelline est résorbée de bonne heure, et qu'il n'y a plus à en tenir compte lorsque l'ensemble des annexes est complètement développé. Ainsi Kœlliker (*Embryologie*, tr. fr., p. 273) reproduit la figure de Bischoff, mais en supprimant la prétendue membrane externe de l'œuf (ME, dans la fig. XXVIII). D'autre part, Dastre (*Allantoïde et chorion*, p. 75) attribue à cette

prétendue membrane externe sa véritable signification : « Lorsque, dit-il, ayant ouvert la paroi utérine, on en écarte les bords, de manière à observer l'œuf en place, on aperçoit à sa surface une membrane qui n'appartient pas en réalité au fœtus, quoiqu'elle le recouvre. Ce sont les strates superficielles de la muqueuse séparées de leur support et adhérentes à l'œuf. Elles s'en détachent du reste très facilement et permettent d'apercevoir alors le chorion véritable. » Enfin, en 1884, van Beneden et Ch. Julin insistent de nouveau sur ces faits : « La vésicule blastodermique, au moment où elle se fixe, est encore pourvue de la membrane pellucide de l'œuf ovarien. Mais cette membrane, à laquelle Bischoff assignait un rôle important dans la formation des villosités placentaires, disparaît très tôt. Il ne se forme jamais sur cette membrane anhyste de villosités comme celles que Bischoff a représentées; c'est l'épiblaste qui engendre les éléments au moyen desquels le blastoderme se fixe à l'utérus... [1] »

Ainsi, avec les corrections apportées par Kœlliker, Dastre, van Beneden et Julin au schéma de Bischoff, le fait d'une invagination complète d'un hémisphère de la vésicule ombilicale dans l'autre était parfaitement établi, l'invagination allant jusqu'à amener le feuillet invaginé au contact du feuillet qui le reçoit dans sa concavité. Nous ne reproduisons pas à cet égard la figure de Kœlliker (*op. cit.*, p. 273, fig. 182), parce que cet ouvrage classique est entre les mains de tous; nous reproduirons plus loin les figures de van Beneden, lorsque nous parlerons de la question de l'atrophie et de la résorption de l'un de ces feuillets; pour mettre entre les mains du lecteur toutes les pièces de la question, nous reproduisons ci-contre (fig. XXIX) le schéma donné par Dastre avec sa légende.

C'est donc avec étonnement que nous avons vu Ch.-S. Minot, dans son récent travail (*op. cit.*, Boston, 1889), figurer seulement une très légère invagination de la vésicule ombilicale dont la cavité resterait dilatée, avec parois écartées. Nous avons reproduit (ci-dessus, fig. XIV) le schéma de cet auteur : il est intitulé, il est vrai, « diagramme montrant les relations de l'embryon et de l'utérus, du onzième au treizième jour de la gestation », et il faut tenir compte de ce que, au treizième jour (voy. le schéma de notre fig. XXI), l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale commence seulement à

1. Ed. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les Mammifères.* (*Archives de Biologie*, t. V, 1884, p. 421.)

se retourner pour pénétrer dans l'hémisphère inférieur. Mais il n'en est pas moins évident que Minot considère comme définitives les dispositions qu'il a constatées du onzième au treizième jour, puisqu'il présente son schéma comme devant être substitué à celui de Bischoff (p. 366) : « Les rapports de l'embryon, de ses annexes et de l'utérus ont été figurés par Bischoff dans les diagrammes de la planche XVI de son classique mémoire sur le développement du lapin. Ce schéma a été reproduit depuis de tous côtés, parfois avec certaines modifications, comme par exemple par Kœlliker, et par van Beneden et Julin. D'après ces derniers et d'après mes propres

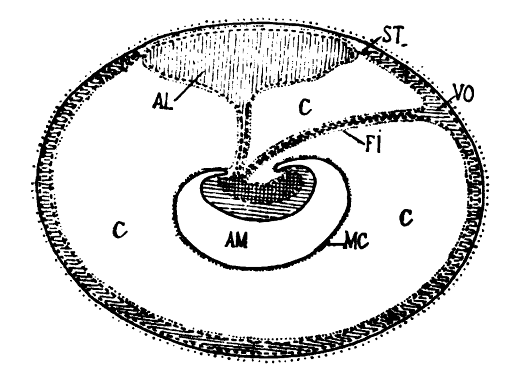


Fig. XXIX. — (Dastre, 1876, pl. IV, fig. 1.) Figure schématique de l'œuf chez les rongeurs. Le tissu connectif interannexiel s'est condensé autour des annexes et a laissé libre la cavité du cœlome externe *C* occupée par un liquide séreux ; — *St*, coupe du sinus terminal ; — *Am*, cavité amniotique.

préparations, je me hasarde à construire de mon côté un nouveau diagramme qui, me semble-t-il, représente d'une façon plus exacte les rapports en question. »

Si le schéma de Minot est moins exact que celui de Bischoff, quant à l'invagination de la vésicule ombilicale, il est plus exact sur un point qui a échappé à tous les auteurs antérieurs, sauf van Beneden et Julin ; nous voulons parler de ce que nous avons appelé la *zone inter-ombilico-placentaire* (voir IOP, dans les schémas des fig. XX à XXIV). Dans tous les schémas que nous avons reproduits, d'après Coste, de Baer, Dutrochet, Bischoff, on ne trouve nulle indication de cette zone, si importante à connaître pour arriver, vers la fin de la gestation, à faire la part, comme nous le verrons bientôt, de ce qui, dans le revêtement extérieur de l'œuf, appartient à l'ectoderme et à l'entoderme. Mais déjà Dastre,

quoiqu'il ne figure pas cette zone, la mentionne et la décrit brièvement, mais exactement : « On doit distinguer, dans le chorion des rongeurs, deux régions d'étendue inégale : l'une est tapissée intérieurement par la vésicule ombilicale, et vascularisée par les artères et les veines omphalo-mésentériques; l'autre est en dehors de la vésicule ombilicale et ne reçoit point de vaisseaux [1]. La limite entre les deux est établie par le sinus terminalis. La superficie de ces deux régions est très différente selon les cas. Tantôt le chorion sus-ombilical couvre tout le champ et ne laisse qu'une bande étroite pour la partie non vascularisée; tantôt, au contraire, il ne forme qu'une aire arrondie et limitée au milieu de la membrane non vasculaire... La partie non vascularisée, comprise entre le bord du placenta et le sinus terminal, présente des éléments très analogues à ceux du porc ou des ruminants (revêtement épithélial de cellules cylindriques); ils sont disposés en une seule couche. » (Dastre, *Allantoïde*, 1876, p. 83 et 84.)

Aussi brève et aussi inexacte quant à la question de sa vascularisation [2] est la mention que van Beneden et Ch. Julin accordent à cette zone; ils la signalent surtout pour faire ressortir les différences qu'elle présente chez le lapin et chez le murin (Annexes fœtales, 1884, p. 393) : « Tandis que chez le lapin le sinus terminal de l'aire vasculaire forme un cercle peu écarté du bord du placenta, chez le murin ce cercle vasculaire est très éloigné du bord du placenta. Chez le lapin la portion extraplacentaire du chorion est dépourvue de vaisseaux, elle est richement vascularisée dans la plus grande partie de son étendue chez les chauves-souris. Cette vascularisation de la portion extraplacentaire du chorion se fait par l'allantoïde, qui s'étend sur une portion très étendue de la paroi de l'œuf séreuse de von Baër) chez le murin, tandis qu'elle s'applique sur une portion très limitée de cette membrane chez le lapin. »

Enfin Minot, qui a bien figuré cette zone inter-ombilico-placen-

1. Nous savons qu'elle reçoit des vaisseaux, non des branches omphalo-mésentéques, mais des branches des vaisseaux allantoïdiens, c'est-à-dire du placenta. (Voir résultats des injections de Tafani, dont il sera question plus loin.)

2. La zone inter-ombilico-placentaire est vasculaire : elle reçoit des vaisseaux venus de l'allantoïde; et cependant Dastre et van Beneden n'ont pas absolument tort en disant que le chorion de cette région n'est pas vasculaire; nous avons vu en effet, en décrivant le processus par lequel le tissu mésodermique de cette zone se clive en deux lames, d'où formation d'un petit cœlome accessoire, nous avons vu que par suite de ce clivage tous les vaisseaux restent dans la lame interne, à l'exclusion de l'externe, de sorte que les villosités choriales (ectodermiques) de cette zone ne sont pas vasculaires.

taire (voir au-dessus de *a* et *b* dans la fig. XIV), donne à diverses reprises des détails précis sur sa constitution. Au treizième jour, « en suivant le trajet de l'ectoderme, on voit qu'il abandonne le sac vitellin (vésicule ombilicale) au niveau du sinus terminal, et, accompagné par le feuillet mésodermique qui circonscrit le cœlome, va rejoindre la surface latérale du péri-placenta ». Après le quinzième jour : « l'ectoderme de la bande étendue entre le sinus terminal et le placenta présente de nombreux épaississements, qui forment de petites villosités saillantes à l'extérieur. Ces villosités sont purement ectodermiques et ne renferment pas d'éléments mésodermiques. » (Minot, *op. cit.*, p. 367 et 375.)

2° *Atrophie et résorption de l'hémisphère superficiel des parois de la vésicule ombilicale; signification du prétendu chorion vascularisé par les vaisseaux omphalo-mésentériques.* — Par le fait de ce processus, il arrive qu'à un moment donné, la surface de l'œuf, dans sa plus grande étendue, est formée par l'entoderme, par la vésicule ombilicale : cet entoderme présente des villosités saillantes à l'extérieur, et ces villosités sont vascularisées par les vaisseaux omphalo-mésentériques (les vaisseaux de la vésicule ombilicale). Or, depuis le premier jour où les embryologistes, se basant surtout sur l'étude du poulet, ont commencé à déterminer la nature des enveloppes de l'œuf, une notion absolument classique s'est établie et règne encore, à savoir que la membrane la plus externe de l'œuf, le chorion secondaire, vasculaire (nous n'avons pas à nous occuper du chorion primaire représenté par la membrane vitelline), est formé aux dépens du feuillet blastodermique externe, de l'ectoderme, et qu'il reçoit ses vaisseaux de l'allantoïde. Cette conception est exacte pour les oiseaux et pour la majorité des mammifères, elle ne l'est plus pour les rongeurs, et en particulier pour le lapin.

Mais on comprend que les embryologistes, en présence des dispositions que présentent les enveloppes du lapin, à la fin de la gestation, et n'ayant pas suivi les divers stades qui conduisent à la singulière disposition en question, aient voulu faire rentrer le lapin dans le schéma classique. Il a bien fallu reconnaître cependant ce fait que les villosités de la surface de l'œuf reçoivent le sang des vaisseaux omphalo-mésentériques, fait facile à constater par les injections; mais on n'en a pas moins continué à considérer les villosités en question comme d'origine ectodermique, comme appartenant à un chorion homologue du chorion des autres mam-

mifères. Comment les vaisseaux omphalo-mésentériques arrivent-ils à ce chorion, c'est ce qu'on a cherché à expliquer par diverses hypothèses. Il sera donc intéressant de passer en revue les opinions des divers auteurs sur ce sujet, et de voir comment, après bien des hésitations, on s'est peu à peu rapproché d'une interprétation plus conforme à la réalité.

Chose remarquable, au début des études d'embryologie, alors que sous la puissante impulsion de Wolff, on cherchait à bien établir la valeur des feuillets, ainsi que la nature de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde, le fait que la surface de l'œuf du lapin présente des villosités appartenant à la vésicule ombilicale a été parfaitement vu et a jeté des doutes sur la véritable morphologie de la vésicule ombilicale, en amenant certains embryologistes à se demander si cette formation était bien réellement une vésicule. Tel fut le cas de Meckel, en 1812, dans sa traduction allemande du mémoire de Wolff sur la formation des intestins. C'était à l'époque où Oken[1] venait de s'efforcer d'établir la signification de la vésicule ombilicale et son existence générale chez tous les mammifères; mais, dans le lapin, il avait pris l'allantoïde pour la vésicule ombilicale[2]. La question fut reprise par Emmert et Höchstetter[3], puis par Meckel. Celui-ci s'efforce de montrer qu'on ne peut considérer comme vésicule ombilicale que la partie de l'œuf où vont se distribuer les vaisseaux omphalo-mésentériques, et que, à cet égard, la partie qui reçoit ces vaisseaux, chez le lapin, n'est pas une vésicule, mais une région de la surface de l'œuf. Les passages relatifs à cette question sont assez importants pour être reproduits ici : « Si l'on entend par vésicule ombilicale, ainsi que le veut Oken, un sac rempli de liquide, cette conception n'est pas applicable au lapin, ni probablement au plus grand nombre des rongeurs; en effet, il ne m'a jamais été possible de voir, dans la partie du chorion où viennent se distribuer les vaisseaux omphalo-mésentériques, autre chose qu'une surface, et non un sac décomposable en deux membranes[4]. » Et plus loin (p. 12) : « Le lapin diffère des autres mammifères par ce fait très singulier que la vésicule ombilicale n'est pas chez lui un organe

1. Oken, *Beitrg. z. Vergl. Zoologie*, — Heft I (*Zur Lösung des Problems uber der Nabelbläschen*), 1806.
2. Voir Cuvier, *Mémoire sur les œufs des Quadrupèdes*, p. 104.
3. *Ueber das Nabelbläschen* (*Reil's Arch.*, 1811, t. X, p. 52).
4. J. F. Meckel, *Gaspard Fr. Wolff, über die Bildung des Darmkanals, uebersetz.* Halle, 1812 (Préface, p. 10).

indépendant, mais est représentée par une partie du chorion [1]. »

On conçoit que cette conclusion de Meckel ne pouvait passer sans soulever de vives protestations : « Penser que la vésicule ombilicale, répondait Oken, peut, chez certains animaux, se présenter non comme un sac, mais comme une surface extérieure, c'est comme si l'on prétendait que l'estomac, chez certains êtres, pourrait être non un sac, une cavité, mais une surface cutanée [2]. »

Cependant Meckel lui-même avait émis, pour la réfuter aussitôt, il est vrai, une hypothèse qui pouvait rendre compte de la disposition si problématique constatée par lui (*op. cit.*, p. 12 et 13) : « On pourrait, dit-il, supposer que le chorion a existé à un moment donné, et que, comprimé par la vésicule ombilicale, il s'est fusionné avec elle et a disparu comme membrane indépendante; peut-être s'expliquerait ainsi la présence d'une membrane incomplète que j'ai constatée chez les jeunes embryons de lapin. Elle se présentait comme une membrane réticulée, évidemment indépendante des enveloppes extérieures de l'œuf, lesquelles lui étaient sous-jacentes, et, partant des bords du placenta rudimentaire à cet âge, elle entourait tout l'œuf, disposée entre lui et la surface interne de l'utérus, sans avoir de connexions ni avec l'une ni avec l'autre. Entre elle et l'œuf, entre elle et la paroi utérine était un liquide transparent. Ces dispositions peuvent faire penser qu'il s'agissait là d'un chorion. Mais cette hypothèse est inadmissible en présence de ce fait que la membrane, sur laquelle se ramifient les vaisseaux omphalo-mésentériques, s'étend sans interruption jusqu'au placenta,

1. Les très brèves indications que donne Emmert sur la vésicule ombilicale du lapin sont les suivantes (*Untersuchungen über das Nabelbläschen. Archives de Physiologie de Reil et Autenrieth*, 1811, t. X. — Travail fait en commun avec Hochstetter). Page 44 : « Chez le lapin, au moins à la fin de la gestation, la vésicule ombilicale est représentée par une partie du chorion. » — Page 47, après avoir indiqué les rapports de cette vésicule avec les autres parties des annexes chez les divers mammifères : « Quant à ces rapports chez le lapin, je ne saurais les préciser autrement que par l'indication donnée ci-dessus, vu le manque d'observations à cet égard. » — Page 53, après avoir parlé du canal omphalo-mésentérique : « Une semblable communication n'existe probablement pas chez le lapin, puisque chez cet animal, d'après l'observation faite précédemment, la vésicule ombilicale n'est pas une vésicule (au moins dans les derniers temps de la gestation, époque sur laquelle ont porté nos observations), mais seulement une certaine étendue de la surface du chorion. » Enfin, page 54, à propos du contenu de la vésicule ombilicale : « Ce liquide doit entièrement manquer chez le lapin, à moins qu'il ne possède au début une vésicule ombilicale ayant la disposition d'un sac fermé, chose très invraisemblable vu la particularité si spéciale que nous avons constatée à une époque avancée de la gestation. »

2. Oken (*in E. v. Baer. — Ueber Entwicklg. der Thiere*, 2e partie, 1837, p. 561, note 1).

et que jamais il ne m'a été possible de voir qu'elle se replie sur elle-même de façon à constituer un sac fermé; elle m'est toujours apparue comme une simple surface, représentant une portion vasculaire du chorion. »

C'est précisément cette hypothèse que Cuvier adopta et dont il démontra la réalité. « Dans les rongeurs, dit-il (*op. cit.*, p. 114), il y a une inversion qui a fort embarrassé les anatomistes et qui en a trompé plusieurs, d'autant qu'elle se complique avec une autre singularité, la minceur et la décomposition du chorion... En enlevant la caduque et en ouvrant le chorion, on trouve dessous une troisième membrane très vasculaire... C'est le feuillet ou la voûte extérieure de la vésicule ombilicale. Arrivé au placenta, ce feuillet y adhère tout autour des vaisseaux ombilicaux qui sont fort écartés l'un de l'autre, et se relève ensuite pour embrasser ces vaisseaux, et recouvrir l'amnios d'une seconde voûte plus immédiate. Cette vésicule ne reçoit que des vaisseaux omphalo-mésentériques, qui, au sortir de l'ombilic, percent sa voûte fœtale et traversent son intérieur pour se rendre à sa voûte externe ou choriale; ils y forment un très beau réseau, et se terminent vers le placenta par un vaisseau à peu près circulaire dont les branches s'anastomosent peut-être avec quelques rameaux des ombilicaux... Höchstetter et Emmert, qui apparemment n'ont examiné que des fœtus dont le chorion était déjà décomposé, ont cru que la vésicule ombilicale se réduisait à une simple couche vasculaire adhérente au chorion. Le vrai chorion existe, comme à l'ordinaire, enveloppant tout le reste; mais il s'amincit et vers la fin de la gestation il est presque impossible de le retrouver jouissant de quelque consistance. »

Il nous semble que, en relisant bien cette description de Cuvier, on entrevoit que l'illustre naturaliste a pris le cœlome externe pour la cavité de la vésicule ombilicale, comme le prouve bien cette indication d'une « seconde voûte recouvrant immédiatement l'amnios ». Quoi qu'il en soit, la conception de Cuvier devint aussitôt classique; elle est adoptée par de Baer, d'après lequel les vaisseaux omphalo-mésentériques « traversent, comme des épingles piquées, la cavité de la vésicule ombilicale pour, de son feuillet interne, gagner l'externe » (*op. cit.*, 1837, p. 261). Puis elle est adoptée par les auteurs qui, comme nous l'avons vu précédemment, ont mieux reconnu l'invagination de la vésicule ombilicale et l'accolement de ses deux feuillets. Tels sont Coste et Bischoff. La description de Bischoff est

d'une parfaite clarté, et répond à tout ce qu'il était possible de constater à une époque où on étudiait l'embryologie par les procédés de la dissection et non par la méthode des coupes : après avoir décrit l'invagination et le rapprochement des deux feuillets de la vésicule ombilicale, « la portion de cette vésicule qui est dénuée de vaisseaux se confond, dit-il, avec celle qui en porte, par conséquent aussi cette dernière avec le chorion, et de là résulte la membrane vasculaire qu'on a coutume de désigner tout simplement sous le nom de chorion. Ce type, dans lequel le chorion, qui jamais ni nulle part n'a originairement de vaisseaux, paraît en recevoir plus tard des vaisseaux omphalo-mésentériques, ne se voit que chez les rongeurs. Ce qu'il y a de certain, c'est qu'on ne pourrait deviner un pareil mode de formation, si on ne le suivait pas à pas. Il n'est donc pas étonnant que les anciens auteurs, comme Cuvier et Dutrochet, ne l'avaient pas tous bien saisi. Ma manière de l'interpréter s'accorde, quant aux points essentiels, avec celle de de Baer et de Coste. » (Dével. du lapin, trad. fran., p. 700.)

Dès ce moment il est classique d'admettre que la surface de l'œuf du lapin, vascularisée par les vaisseaux omphalo-mésentériques, est un chorion soudé avec la vésicule ombilicale. Hollard (*op. cit.*, p. 221) parle, en passant, de la « persistance de la vésicule ombilicale chez les rongeurs, de la position qu'elle prend à la face interne du chorion après s'être vidée et avoir amené ses vaisseaux à cette dernière membrane ». Milne Edward (*Leçons de Physiologie*, t. IX, p. 556) dit que, chez les rongeurs, « les vaisseaux omphalo-mésentériques se répandent sur le chorion, du côté opposé de l'œuf, et continuent à jouer un rôle important dans le travail nutritif du fœtus. »

Cependant une telle disposition demandait des vérifications de détails et exigeait, avec les progrès de l'histologie, des recherches précises sur les dispositions des éléments anatomiques des membranes supposées ainsi accolées et effusionnées. Ces problèmes nouveaux, Dastre les a indiqués avec précision en 1876[1], mais il ne les a résolus que partiellement. « C'est donc bien, dit-il, la vésicule ombilicale qui double le chorion et lui fournit des vaisseaux. Si l'on considère que la vésicule a disparu par accolement de ses parois et par résorption de son contenu, tandis que ses vaisseaux omphalo-

1. Dastre, *L'allantoïde et le chorion chez les Mammifères*, Paris, 1876, p. 76.

mésentériques prenaient au contraire une extension exubérante, il devient clair que le chorion est seul intéressé à leur conservation et à leur fonctionnement. La manière dont se fait l'accolement exigerait quelques éclaircissements nouveaux. Ce serait un utile complément au travail de Bischoff.... Il serait particulièrement intéressant pour nous de constater qu'il y a un tissu conjonctif appréciable au-dessous de l'épithélium chorial avant que la vésicule ombilicale vienne s'y appliquer, et de suivre la continuité de ce tissu avec le tissu allantoïdien ou interannexiel. Il s'agirait en second lieu de vérifier que, des deux parois de la vésicule ombilicale, celle qui vient doubler le chorion est dépourvue de vaisseaux, ceux-ci se distribuant, comme on l'a dit, exclusivement à la face qui regarde vers l'embryon et nullement à celle qui touche le chorion. »

Comme éléments de réponses à ces questions posées avec tant de clairvoyance, Dastre fournit seulement les deux éléments suivants :

1° « Dans le cours de nos recherches, nous avons eu l'occasion d'observer, conformément à la donnée précédente, que les vaisseaux sont le plus abondants vers la profondeur de la membrane et qu'il existe entre eux et le revêtement cellulaire une mince assise périvasculaire de tissu conjonctif. La connaissance du processus par lequel se fait l'union des membranes expliquerait en même temps pourquoi il n'y a point de communication entre les vaisseaux utéro-placentaires et omphalo-mésentériques. » (*Ibid.*)

2° A propos des prétendues villosités choriales : « La membrane qui supporte ces houppes cellulaires ne renferme point de vaisseaux superficiels. Ceux que l'on observe sont profonds et proviennent de la paroi interne de la vésicule ombilicale ; la paroi externe, celle qui double directement le chorion, n'est pas vasculaire. Plus tard, lorsque les trois lames sont confondues en une couche unique, cette particularité n'est plus observable. » (*Ibid.*, p. 85.)

Nous pensons avoir répondu plus complètement à ces questions ou, pour mieux dire, montré qu'il n'y a pas lieu de les poser ; il n'y a pas soudure de trois membranes : des trois membranes, les deux plus externes disparaissent purement et simplement, par atrophie et résorption, et il n'en subsiste plus qu'une, la plus interne, c'est-à-dire la paroi interne de la vésicule ombilicale. Il n'y a pas à parler de chorion, c'est-à-dire d'enveloppe formée par l'ectoderme ; il n'y a plus alors, à la surface de l'œuf, d'autres villosités que celles de l'entoderme de la vésicule ombilicale : ces villosités, au lieu de

plonger dans une provision vitelline, plongent dans les liquides fournis par la paroi utérine et les absorbent.

Un seul auteur, à notre connaisance, a suivi en partie ce processus d'atrophie et de résorption, au moins pour les éléments ectodermiques : c'est Slavjansky [1], dont le mémoire est peu connu, et nous aurait échappé si Kœlliker n'y avait fait une courte allusion (Kœlliker, trad. fr., p. 275). Ce travail est assez important pour que nous en donnions ici une analyse complète.

Slavjansky donne un excellent schéma de la constitution de l'œuf

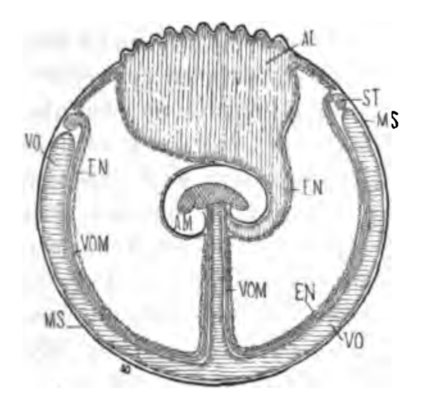


Fig. XXX. — (Slavjansky, 1873, Pl. I, fig. 1.) Schéma de l'œuf du lapin, à l'époque de la gestation où le renflement utérin mesure 2 cent. 1/2 de diamètre : — *MS*, enveloppe séreuse; — *VO*, vésicule ombilicale; — *VOM*, feuillet vasculaire de la vésicule ombilicale; — *AL*, allantoïde; — *EN*, endothélium du cœlome; — *ST*, sinus terminal; — *AM*, amnios.

du lapin (reproduit dans la fig. XXX ci-contre); il y représente très bien notre zone inter-ombilico-placentaire, et fait remarquer qu'à ce niveau l'enveloppe séreuse (ectoderme du chorion) est continue et intacte; « au contraire, dit-il (p. 248), dans toute l'étendue qui correspond à la vésicule ombilicale, l'enveloppe séreuse se montre comme une membrane extraordinairement fine, délicate, interrompue, qui se sépare facilement de l'épithélium du sac vitellin et ne lui adhère pas. Dans les derniers temps de la gestation cette membrane devient de plus en plus mince, plus incomplète, et finit par disparaître. » Ces faits macroscopiques, visibles par la simple dissection, répondent aux détails microscopiques suivants (p. 249) :

1. Kr. Slavjansky, *Die regressiven Veränderungen der Epithelzellen in der serosen Hulle des Kaninchenеies*. (*Berichte uber die Verhandlungen der Köngl. Sachsischen Gesellschft der Wissenschft zu Leipzig*, 1872, tome III, p. 274).

« Au début de la gestation, la membrane séreuse, dépouillée des cellules dégénérées de la muqueuse utérine qui lui adhèrent, se montre composée d'un pur épithélium, dont les cellules montrent un, deux, souvent trois noyaux. Leur protoplasma présente par places des parties où il est plus transparent, aminci et comme perforé... Plus tard (p. 250) ces parties transparentes apparaissent comme de véritables perforations. La cellule n'est alors formée que d'une masse protoplasmique centrale, entourant le noyau, et émettant de nombreux prolongements qui s'anastomosent avec les prolongements semblables des cellules voisines, circonscrivant ainsi des mailles ou perforations, de sorte qu'au lieu d'une membrane épithéliale continue il n'existe plus en réalité qu'une membrane réticulée... Dans la région opposée au placenta, cette disposition devient bientôt telle que les trabécules limitant ces mailles deviennent si grêles qu'il est impossible de les apercevoir. Dans ces trabécules sont épars des noyaux, disposés sans ordre, dont le nombre va sans cesse en diminuant. Ainsi se produit graduellement une destruction complète de l'enveloppe séreuse, dont il ne reste bientôt plus de trace bien évidente que dans le voisinage du sinus terminal [1]. » Nous reproduirons (fig. XXXI) la figure par laquelle Slavjansky représente l'état réticulé de l'ectoderme de la région de la vésicule ombilicale. Cette figure est intéressante pour nous, car, n'ayant étudié que sur des coupes l'atrophie et la résorption de cet ectoderme, nous n'avons pas eu occasion d'en examiner et d'en représenter des vues en surface. Or la figure de Slavjansky nous révèle ce fait intéressant que, pendant son processus d'atrophie, cet ectoderme présente un aspect qui rappelle la disposition plasmodiale des éléments ectodermiques de l'ectoplacenta ; et en effet, dans l'explication de sa figure, Slavjansky note ce fait qu'il n'y a plus de ligne de séparation démarquant chaque territoire cellulaire.

Mais, nous l'avons déjà dit, le travail de Slavjansky passa inaperçu et on continua à donner le nom de chorion à la région de la surface de l'œuf où se distribuent les vaisseaux omphalo-mésentériques. Ercolani, en 1880, continue à dire que « chez les rongeurs les vaisseaux omphalo-mésentériques se répandent sur le chorion du côté opposé au placenta et prennent ainsi une part importante

1. Notre zone résiduelle.

à la nutrition du fœtus. » (*Nuove Ricerche sulla Placenta nei pesci cartilaginosi e nei mammiferi*, p. 173.) De même Tafani (*Condizioni Uteroplacentari*, 1886), qui se sert cependant de l'expression de faux chorion; mais, tout en distinguant bien ce que nous appelons la zone inter-ombilico-placentaire, quant à l'origine de sa vascularisation, il la considère comme de même nature que tout le reste dit faux chorion (p. 77) : « Chez les rongeurs l'allantoïde ne porte pas en général le sang ailleurs que dans le placenta, le faux chorion étant vascularisé par les vaisseaux omphaloïdes qui le pénètrent, le sac vitellin disparaissant comme organe distinct. Cependant chez le lapin, une zone étroite périplacentaire est vas-

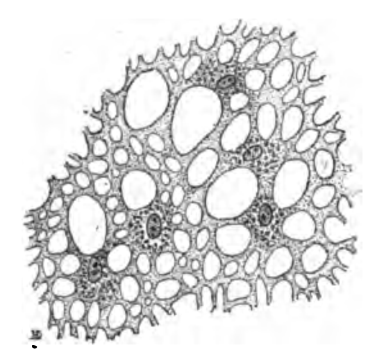


Fig. XXXI. — (Slavjansky, 1873, Pl. I, fig. 3.) Etat réticulé des cellules de l'enveloppe séreuse; il n'y a plus de ligne de séparation entre chaque territoire cellulaire.

cularisée encore par les vaisseaux allantoïdiens. » Quant à la nature de ce faux chorion (p. 85), « il est produit par la membrane subzonale de l'œuf confondue avec le sac vitellin qui s'applique à elle étroitement et se confond avec elle environ sur les deux tiers de sa face interne. Ce chorion est donc riche en vaisseaux, mais qui proviennent des omphalo-mésentériques. » Et plus loin (p. 89) : « Le lapin montre cette particularité que quelques ramuscules des vaisseaux allantoïdiens se distribuent sur leur faux chorion. » Or précisément cette zone inter-ombilico-placentaire, qui reçoit ses ramuscules allantoïdiens, ne mérite pas le nom de faux chorion. Et cependant, revenant plus loin (p. 92 et 93) sur ces dispositions chez le lapin, Tafani montre qu'il a constaté les différences entre l'épithélium du faux chorion proprement dit (entoderme de la vésicule ombilicale) et l'épithélium de la zone inter-ombilico-placentaire (vrai chorion, cellules ectodermiques) : « Au contact de la surface

utérine arrive le faux chorion, qui ne se comporte pas chez le lapin d'une manière bien différente que chez les autres rongeurs... Quelques fins vaisseaux allantoïdiens, arrivés jusqu'au bord du placenta, se jettent sur la partie correspondante du chorion, et s'y terminent en un réseau qui ne s'anastomose pas avec le réseau limitrophe des vaisseaux omphalo-mésentériques... A cette particularité il faut ajouter que là le chorion est revêtu d'un épithélium à cellules cubiques, tandis qu'ailleurs ses cellules sont cylindriques. »

De même Minot observe des villosités à épithélium cylindrique

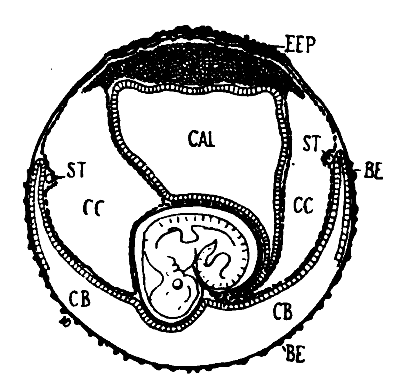


Fig. XXXII. —(Ed. van Beneden et Ch. Julin, 1884, Pl. XXIV, fig. 7.) Stade du développement où le proamnios est considérablement réduit : — *CB*, cavité blastodermique considérablement réduite, présentant à la coupe la forme d'un croissant; — *ST*, sinus terminal; — *EEP*, épaississements épiblastiques de la zone placentaire de la séreuse de von Baër, limite virtuelle entre le placenta maternel et le placenta fœtal; — *CAL*, cavité de l'allantoïde; — *CC*, portion extra-embryonnaire du cœlome; — *BE*, bourgeons épiblastiques de l'hémisphère inférieur du blastocyste.

dans la région de la vésicule ombilicale, mais il les considère comme de nature ectodermique (p. 375) : « Sur le sac vitellin, l'ectoderme s'est transformé en épithélium cylindrique, dont la surface est irrégulière, une cellule dépassant plus ou moins le niveau de sa voisine... »

Nous terminerons cette revue critique par l'indication de la manière de voir de van Beneden et Julin; comme celle de Slavjansky, elle est à moitié chemin de la vérité, car si Slavjansky montre la disparition de la couche ectodermique, van Beneden et Julin insistent sur la non-existence de la couche entodermique correspondante; sur la non-existence, et non pas sur l'atrophie et la résorption de cette couche, qui, d'après eux, ne se serait jamais développée jusque sur l'hémisphère inférieur de l'œuf. Nous savons, et nous avons

figuré (fig. XVI et XVII) que l'entoderme, au début, ne double pas toute la sphère blastodermique, dont l'hémisphère inférieur est, pendant un certain temps, monodermique, c'est-à-dire formé par le seul ectoderme; mais bientôt l'entoderme double tout l'ectoderme (schéma de la fig. XVIII). Van Beneden et Julin, se trouvant à un stade avancé, en présence d'un hémisphère inférieur dont les éléments cellulaires sont méconnaissables, ont pensé que cet hémisphère était formé par le seul ectoderme que l'entoderme ne serait pas venu doubler. C'est ce qui est exprimé par les deux schémas

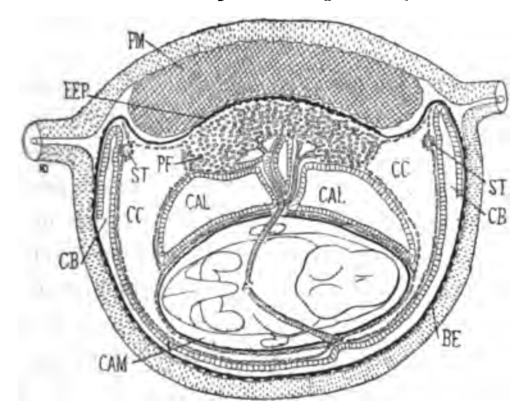


Fig. XXXIII. — (Ed. V. Beneden et Julin, *ibid.*, fig. 8.) Embryon plus avancé dans son développement, représenté en place avec ses annexes, dans l'utérus : — *CAM*, cavité de l'amnios; — *CB*, cavité blastodermique; — *BE*, bourgeons épiblastiques de l'hémisphère inférieur du blastocyste; — *EEP*, épaississements épiblastiques de la zone placentaire de la séreuse de von Baër, limite virtuelle entre le placenta maternel (*PM*) et le placenta fœtal (*PF*). — Les autres lettres comme pour la figure précédente.

ci-joints (fig. XXXII et XXXIII), reproduits d'après ces auteurs (ces figures résumeront de plus leurs opinions précédemment discutées sur la nature du placenta), et par les passages suivants de leur mémoire : « Au quatorzième jour,... toute la portion médiane du plancher de la vésicule vitelline est formée par l'épiblaste seul » (p. 387)[1]... « L'union entre la paroi de la vésicule ombilicale et la muqueuse de l'utérus se fait au moyen de bourgeons épiblastiques, qui naissent sur tout l'hémisphère inférieur de la vésicule blastodermique, à partir du huitième jour du développement... L'union avec la muqueuse de l'utérus est très lâche et la membrane épiblastique qui intervient dans la constitution de la vésicule vitelline dégénère rapidement chez des embryons de quatorze à quinze

1. V. Beneden et Ch. Julin, *Annexes fœtales* (*Archives de Biologie*, 1884, t. V, p. 369).

jours; elle se détache de la muqueuse, quand on ouvre la vésicule pour isoler l'embryon. Elle ne présente plus aucune résistance et se sépare par lambeaux. La dégénérescence des cellules qui, par prolifération, engendrent les bourgeons épiblastiques commence au neuvième jour. » On voit que, en fin de compte, van Beneden arrive aux mêmes résultats que nous, quoique par des conceptions différentes, car il est bien facile de comprendre qu'au delà du quinzième our il n'aurait bientôt plus trouvé aucune trace de l'hémisphère inférieur de la vésicule vitelline, hémisphère qui, n'ayant, d'après lui, jamais possédé d'hypoblaste, aurait vu son ectoblaste s'atrophier et disparaître.

En terminant cette longue revue critique, où nous avons tenu à mettre sous les yeux du lecteur toutes les figures schématiques par lesquelles les divers auteurs ont représenté les dispositions des annexes de l'œuf, nous ferons remarquer que ces figures des divers auteurs sont de pures coupes schématiques, conçues et composées d'après le résultat de dissections toujours délicates, souvent trompeuses; tandis que nos schémas sont la reproduction de coupes réelles (voir nos planches); ils ne sont pas conçus et arrangés, mais reproduisent en les simplifiant les dispositions vraies, telles que les donnent les coupes d'ensemble. Pour ces questions délicates et si longtemps controversées d'embryologie, il n'y a que la méthode des coupes, et des coupes en séries, qui puisse donner des résultats positifs et incontestables.

Pour compléter entièrement cette revue critique, il nous resterait à voir ce qui a été dit relativement aux formations que nous avons décrites sous les noms d'*espace inter-cotylédonaire* et d'*espace inter-ectoplacentaire* et relativement aux éléments dits *cellules géantes*. Mais l'histoire de ces parties gagnera à n'être faite qu'ultérieurement, après que nous aurons étudié les formations analogues chez les rongeurs autres que le lapin.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE LA RATE
CHEZ LES POISSONS

Par le Dr E. LAGUESSE.

PLANCHES X ET XI.

(*Travail du laboratoire des hautes études de M. le professeur Pouchet.*)

INTRODUCTION

Galien disait en parlant de la rate : C'est un organe plein de mystère (*organum mysterii plenum*). Grâce aux recherches nombreuses dont cet organe a été l'objet, depuis la fin du XVIIe siècle (Malpighi) jusqu'à nos jours, et surtout dans les quarante dernières années, grâce notamment à des travaux s'étendant à l'ensemble des vertébrés, comme ceux de Henry Gray et de Wilhelm Müller, le mystère a commencé à s'éclaircir. Pourtant, malgré des centaines de mémoires écrits sur le sujet, les fonctions de la rate nous sont encore bien peu connues, et sa structure même donne encore lieu à de nombreuses controverses.

Mon sujet est trop limité pour que je croie devoir faire l'historique de ces travaux, je renvoie pour cela à quelques-uns d'entre eux qui résument tout ce qui a été fait et donnent les sources bibliographiques [1]. Je rappelle seulement ici en quelques mots les principales divergences qui divisent maintenant encore les auteurs, simple mise au point de la question dans son état actuel.

Si, dans ses grandes lignes, l'anatomie de la rate est parfaite-

1. H. Gray (22), W. Müller (49), Milne-Edwards (46), Robin (63) et, depuis, les périodiques.
Voir pour l'indication exacte au numéro correspondant de l'Index bibliographique.

ment connue, la structure élémentaire du tissu splénique et ses rapports avec les vaisseaux sont encore en discussion. On sait qu'à l'intérieur de la capsule enveloppante, l'organe se réduit, en dernière analyse (et sans tenir compte des trabécules, qui n'existent pas chez tous les animaux), à une masse spongieuse, formée par un réseau excessivement fin, contenant dans ses mailles des éléments libres plus ou moins semblables à ceux du sang, et traversé par de nombreux vaisseaux. Le réticulum, qui paraît avoir été vu pour la première fois par Tigri (1847), est considéré généralement comme du tissu conjonctif réticulé. Il a donc partagé les destinées de ce tissu dans l'opinion des histologistes. Pour Billroth, Robin, et aujourd'hui encore pour Frey, Kœlliker, Gegenbaur, etc., le tissu réticulé est là, comme ailleurs, formé de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements. Généralement au contraire, surtout en France, on étend à cet organe la description donnée par M. Ranvier pour les ganglions lymphatiques, c'est-à-dire qu'on y voit des fibres conjonctives, sur lesquelles viennent s'appliquer des cellules plates. Beaucoup d'auteurs se contentent de décrire le réseau sans se prononcer sur sa nature, qui leur semble douteuse.

Mêmes incertitudes pour la circulation. Kœlliker admet encore que le sang passe directement des artères aux veines par un système de capillaires clos. Au contraire, d'après la majorité des descriptions, il s'épanche dans les mailles du tissu réticulé, où s'ouvrent librement les terminaisons artérielles et veineuses, comme les vaisseaux lymphatiques dans le tissu similaire des ganglions (Frey, Müller, Pouchet...). Mais ce serait là un fait tellement anormal dans le système circulatoire sanguin, que quelques auteurs se sont efforcés de démontrer la présence d'un endothélium à la surface des travées du réseau (Robin et Legros, Cadiat, Denys).

Il est à peine besoin de rappeler que les fonctions de la rate sont encore plus discutées. Pour ne parler que de son rôle dans la régénération des éléments figurés du sang, le seul qui nous occupe ici, il est absolument nié par les uns, défendu par les autres. Pour Kœlliker, Ecker, Béclard, Denys,... elle détruit les globules rouges; pour Gray, Funke, Picard et Malassez, Phisalix,... elle en forme; d'aucuns admettent les deux rôles. Flemming et Mœbius ont montré qu'elle était certainement une des sources de globules blancs.

En présence de ces incertitudes, il semble étonnant qu'on n'ait

pas eu recours dans une plus large mesure à l'embryologie, qui a déjà expliqué tant de choses. S'il appartient à la physiologie de juger en dernier ressort quand il s'agit des fonctions d'un organe, au moins est-il permis de croire que l'étude de la structure et surtout du développement peuvent lui fournir des indications précieuses, principalement sur un sujet comme celui-ci. A démonter une machine, à disséquer un organe, on ne s'explique pas toujours son fonctionnement; à voir fabriquer pièce par pièce cette machine, cet organe, et essayer chaque rouage, à assister à la mise en train de l'ensemble, on ne peut manquer de glaner des faits intéressants, et propres à en donner une idée plus exacte. C'est ce qui m'a décidé à entreprendre l'étude du développement de la rate.

La tâche est assez longue pour que j'aie dû me limiter. L'étude du tissu splénique est assez malaisée chez l'adulte, plus encore chez l'embryon; mais on peut la simplifier en choisissant ses sujets. Il semble qu'en s'adressant directement aux mammifères et à l'homme pour se faire une idée nette de la signification et du rôle de l'organe, on ait voulu suivre la voie la plus courte; mais jusqu'ici on s'est heurté à des obstacles considérables. Il y avait dès lors avantage à prendre une voie plus longue assurément, mais plus sûre; à s'adresser d'abord à des animaux plus inférieurs, mais plus simples et pourvus d'éléments anatomiques assez beaux pour qu'une étude minutieuse en fût possible. On pouvait de là remonter jusqu'à l'homme, en généralisant, après vérification, les faits acquis. Je n'ai pu exécuter pour cette fois que la première partie de ce plan, me limitant aux poissons. Pourtant je me suis déjà assuré que certains des résultats acquis pouvaient s'étendre aux vertébrés en général. La rate est en effet un organe propre aux vertébrés et qui se retrouve chez tous, sauf chez l'Amphioxus; partout elle offre les mêmes caractères dans ses rapports les plus importants, dans sa structure générale, et aussi dans son mode de développement.

Je disais que ce développement a été à peine étudié jusqu'ici. Il n'existe, à proprement parler, sur ce sujet qu'un petit mémoire de Péremeschko, relatif aux mammifères (**52**), fort précieux du reste, et sur lequel j'aurai à revenir; quelques pages de M. Phisalix, faisant suite à une étude sur la rate des Sélaciens (**53**); quelques pages de Gray sur le poulet (**23**). Les autres auteurs ne citent guère la rate qu'en passant.

résumé comparatif des faits observés dans les deux parties, leur discussion et les conclusions qui en découlent.

La technique employée étant naturellement variée, je l'indiquerai à propos de chaque cas particulier. Je dirai seulement ici que pour l'étude des jeunes embryons, j'ai employé de préférence les coupes en série à la paraffine, après fixation au liquide de Kleinenberg, de Fol, ou au mélange chromo-acétique [1].

Première partie. — Rate des Téléostéens [2].

I. — *La rate chez la Truite adulte. — Le mésenchyme, la circulation intestinale, et le sang avant l'apparition de la rate.*

Parmi les poissons osseux, il m'a paru préférable de prendre pour type un animal à viscères peu compliqués, ayant des œufs et des embryons d'un certain volume, faciles à manier, et au besoin à disséquer.

Dans ce but, je me suis adressé aux Salmonés qui ont des œufs relativement gros. J'ai choisi ceux de la truite commune (Trutta fario), ayant eu grande facilité pour m'en procurer.

La rate chez l'adulte. — Je rappelle en quelques mots la disposition des viscères et les rapports de la rate chez l'animal adulte (voyez fig. 5, Pl. I, représentant un alevin âgé).

La truite a le grand avantage d'avoir, à l'inverse d'autres poissons communs, des Cyprinides par exemple, un tube digestif très simple et dont toutes les parties sont bien séparées. Sur une truite jeune, de 18 à 20 centimètres, dont les viscères ne sont pas encore trop envahis par la graisse, on voit que le tube digestif dans son ensemble représente une sorte d'ꞷ majuscule couché. Le premier jambage est formé par un œsophage droit se continuant avec un estomac à courbure très accentuée, en forme d'U; le 2e jambage décrit une courbe inverse, formée par la région duodénale de l'in-

1. Eau, 1000; acide chromique, 2,5; acide acétique, 1.

2. Ce travail a été fait en entier à Paris et à Concarneau, dans les laboratoires de mon excellent maître M. le professeur Pouchet, qui m'a toujours donné la plus large hospitalité et aidé de ses conseils : qu'il me soit permis de lui adresser ici tous mes remerciements. — M. Jousset de Bellesme, directeur de l'Aquarium du Trocadéro, et aussi M. Henneguy, préparateur au Collège de France, m'ont, avec une extrême obligeance, donné pendant trois années, tous les œufs et alevins nécessaires pour cette étude : je ne saurais trop les en remercier.

testin où s'insèrent des rangées d'appendices pyloriques, puis par l'intestin descendant, qui se continue en droite ligne jusqu'à l'anus ou quelquefois décrit une circonvolution. Entre l'œsophage et le duodénum, tout en avant de la cavité abdominale, est situé le foie; le canal cholédoque et le canal pancréatique accolés viennent se jeter dans le duodénum immédiatement en arrière du pylore, et entre les insertions des deux premiers appendices pyloriques. Le pancréas est diffus. Le mésentère est réduit à quelques brides, pourtant il existe généralement une toile épiploïque tendue à travers le second jambage de l'S intestinal, entre l'estomac, le duodénum et l'intestin. C'est par l'intermédiaire de cette toile que la rate est accolée au-dessous du cul-de-sac stomacal. Elle est généralement prismatique triangulaire, allongée, taillée en pointe aux extrémités, d'une couleur brun rouge sombre. Elle peut être multiple, je l'ai trouvée quelquefois double, et même divisée en quatre segments placés bout à bout; cette multiplicité, exceptionnelle chez la truite, est, d'après Agassiz et Vogt, la règle chez la Palée.

La circulation intestinale n'est pas toujours identique à elle-même dans les détails. Toujours pourtant on trouve une artère cœliaco-mésentérique, se détachant de l'aorte dans la partie antérieure de la cavité abdominale. Sa branche terminale est une artère intestinale bientôt divisée en deux rameaux suivant, l'un le bord supérieur, l'autre le bord inférieur de l'intestin; elle donne en outre deux collatérales principales venant à la rate, l'une suivant la petite courbure de l'estomac et envoyant des branches au foie, aux appendices pyloriques, au pancréas et à l'estomac (gastro-splénique), l'autre suivant la grande courbure, et se distribuant surtout au pancréas (pancréatico-splénique); elles viennent s'anastomoser au niveau de la rate, formant, appendue à la grande courbure stomacale, une arcade d'où partent plusieurs spléniques.

La veine intestinale principale (veine sous-intestinale) commence en avant de l'anus, au bord inférieur de l'intestin, puis se place à son côté gauche. Elle le suit à peu près régulièrement jusque vers le foie, au niveau duquel elle devient veine porte, après avoir reçu une veine sus-intestinale, la veine pancréatico-splénique principale, et des rameaux venus de la région stomacale qui accompagnent les artères.

Cette courte description est suffisante, je crois, pour suivre l'histoire du développement que nous aborderons immédiatement.

Le but de cette étude étant de rassembler tous les faits embryogéniques de nature à jeter quelque lumière sur la signification et le rôle de la rate, je me suis proposé, non seulement de suivre l'évolution de l'organe et de son tissu une fois individualisés, mais encore de remonter le plus loin possible jusqu'à leurs premières origines. D'autre part, nous verrons qu'aussitôt constituée la rate commence à former des globules sanguins ; il nous sera impossible de tenir à l'écart ce phénomène indissolublement lié au développement du tissu. J'ai donc cru indispensable de suivre également, depuis leur origine, l'évolution des éléments du sang, afin de pouvoir jeter plus tard un coup d'œil d'ensemble sur leur formation, et déterminer quelle est la part du nouvel organe dans la régénération constante à laquelle ils sont soumis.

Avant d'aborder la rate même, nous suivrons donc rapidement dans leur développement le mésenchyme et la circulation de l'intestin, puis les éléments du sang.

La durée de l'incubation étant fort variable, l'indication de l'âge des embryons ou des alevins manque absolument de précision ; la taille même est différente chez des embryons dont les organes sont arrivés au même degré de développement. J'indiquerai donc l'âge des embryons, à l'exemple de Balfour, pour les Elasmobranches, d'Œllacher et d'Henneguy pour la truite, par des lettres correspondant à un certain nombre de stades, déterminés d'après le développement des organes mêmes. Dans les périodes qui précèdent la fermeture du blastopore, j'emploie les désignations créées par M. Henneguy (**25**) (du stade A au stade H) ; pour tout ce qui concerne ces périodes, je ne puis du reste que renvoyer à son excellent mémoire. Pour les périodes suivantes j'ai dû établir à la suite un certain nombre de stades provisoires jusqu'à l'achèvement du développement (stades I à P). Je donne en note la diagnose de ces stades [1].

1. M. Henneguy s'est arrêté au stade H. Le début du *stade I* est marqué par la fermeture du blastopore vitellin. A partir de cette époque, l'extrémité postérieure du corps se détache du vitellus sous forme d'un petit bourgeon conique qui croît rapidement.

Stade K. — Son début est caractérisé par la *formation du rein céphalique* (ébauche du double glomérule) et l'*apparition nette des bourgeons hépatique et pancréatique.*

Le cristallin, jusque-là uni à l'épiderme, s'en sépare. Formation des veines cardinales et des hématies par dislocation de la masse intermédiaire. Ebauche des nageoires pectorales se détachant aux côtés du tronc sous forme de deux éminences de coupe triangulaire. La partie postérieure du corps, détachée du vitellus, grandit très rapidement et atteint bientôt 3 et 4 millimètres.

Stade L. — Caractérisé par l'*apparition du pigment oculaire.* L'œuf est dit dès

Mésenchyme intestinal. — J'emploierai le mot de mésenchyme dans le sens que lui donne Hertwig (**26**), mais en faisant toutes réserves sur l'origine extra-embryonnaire et parablastique qui lui est assignée par cet auteur. On trouve dans le feuillet moyen, après la différenciation des plaques musculaires et de l'épithélium du cœlome, un reliquat de cellules mésodermiques d'origine probablement variée, qui se glissent dans tous les interstices entre les feuillets épithéliaux, et d'où dérivent plus tard les tissus de soutien et de charpente, les vaisseaux et le sang. Ces éléments ont une parenté bien reconnue, et forment un ensemble assez homogène que le nom de mésenchyme ou feuillet intermédiaire (Zwischenblatt) a l'avantage de bien désigner. Nous verrons que cette conception du mésenchyme est d'un grand secours pour bien comprendre la rate,

lors embryonné par les pisciculteurs. La queue s'aplatit et se munit d'une petite expansion. Longueur totale : 8 à 9 millimètres.

Stade M. — Son début est indiqué par la *formation du bourgeon de la vessie natatoire.* La paroi de la veine sous-intestinale commence à s'épaissir au point où va se montrer la rate. Bientôt des anses vasculaires et des aiguilles ostéoïdes se développent dans la queue, des cellules à pigment noir apparaissent sur la tête. Longueur : 10 à 12 millimètres.

M'. — Ne se sépare pas nettement du précédent, les changements sont lents et graduels. Néanmoins on peut le faire commencer au moment où la rate se montre nettement comme un organe distinct, moment qui ne précède l'éclosion que de quelques jours (6 à 12). Le pigment envahit le corps entier; un bouquet terminal vasculaire se développe dans la queue; les nageoires dorsale, ventrale et adipeuse font saillie sur l'expansion. C'est alors que le jeune sort de l'œuf; l'éclosion a lieu sur les pontes que j'ai observées, du soixantième au quatre-vingt-dixième jour après la fécondation, la taille a oscillé entre 13 et 16 millimètres.

L'éclosion ne représente pas le terme du développement embryonnaire, il ne sera véritablement achevé qu'après la perte de la vésicule.

Stade N. — L'alevin *nouvellement éclos* est comme accolé à une très large poche du jaune, ovoïde, qui gêne ses mouvements; les nageoires font à peine une légère saillie, la tête est courte, arrondie. Dans le cours du premier mois environ, il perd rapidement sa transparence, le pigment augmente, et commence par empiéter sur la vésicule; les nageoires se détachent, des rayons osseux (pièces en tuiles) apparaissent dans la caudale; l'estomac se sépare de l'intestin par un rétrécissement; 20 à 25 millimètres environ.

Stade O. — *Vésicule diminuée, moins haute que le corps, appointie,* envahie dans sa moitié supérieure par le pigment; l'expansion membraneuse continue de la queue a disparu. Corps pigmenté foncé. Vessie natatoire sous forme d'un cæcum allongé dont l'extrémité dépasse le pylore. *L'estomac s'est courbé,* à angle droit. La vésicule va diminuant, la courbure stomacale s'accentuant; *le tube digestif prend la forme en S.*

Stade P. — *Vésicule entièrement rentrée dans l'abdomen,* qu'elle gonfle un peu latéralement et recouverte par le pigment, sauf une mince ligne ventrale. Corps nettement pisciforme, couvert de taches noires, *appendices pyloriques* apparaissant comme des saillies hémisphériques creuses.

Durant ce stade, la vésicule achève de se résorber, les appendices pyloriques se développent, l'S intestinal s'allonge: finalement l'alevin d'environ deux mois et demi à trois mois et de 30 à 35 millimètres de longueur, peut être considéré comme ayant perdu ses annexes embryonnaires, et ayant acquis les organes et la forme caractéristique de l'espèce jeune.

car nous y trouverons ces tissus parents, non seulement côte à côte, mais formant un tout indivisible jusque chez l'adulte.

Le mésenchyme est d'abord formé partout de cellules isolées et amiboïdes, ou plus généralement fixes, étoilées et réunies en un réseau. On peut s'en faire une idée très nette en suivant son développement chez la truite dans l'expansion caudale. La queue, d'abord conique, s'aplatit dès le stade L et se munit tout à l'entour d'une expansion membraneuse semblable à celle des têtards. Cette expansion, dans sa partie ventrale qui est la plus développée, est d'abord constituée uniquement par les deux couches épidermiques de ses deux faces, formant un angle dièdre très aigu, presque en contact vers le bord libre, séparées plus haut par une mince couche de matière gélatineuse amorphe qui va en augmentant d'épaisseur jusqu'à la veine caudale en arrière de l'anus, jusqu'à l'intestin en avant de lui. Du mésenchyme déjà formé qui entoure ces deux organes, on voit se détacher un élégant réseau qui, de jour en jour, par croissance et multiplication de ses éléments, et aussi, semble-t-il, par adjonction d'éléments migrateurs nouveaux, s'avance en envoyant vers le bord libre des arcades, des pointes, des pendentifs de l'aspect le plus varié. Ce réseau est transparent et réfringent comme du verre sur le vivant; l'addition d'acide acétique y fait apparaître des granulations et des noyaux. Par places, là où sans doute la multiplication est plus active, les cellules sont largement anastomosées, fusionnées entre elles; quelquefois on trouve quatre ou cinq noyaux dans le même nœud, et l'ensemble tend à prendre un aspect de plasmodie. Plus tard les éléments se séparent, ne restent plus unis que par de fins prolongements ramifiés; le réseau s'est étendu à ce moment dans toute la largeur de l'expansion. En certains points, là où plus tard notamment se développeront des pièces cartilagineuses, il reste si serré qu'on aperçoit avec peine, sur le vivant, de petites fentes entre les cellules, et qu'après action de l'acide acétique, on n'y distingue plus qu'une masse protoplasmique parsemée de nombreux noyaux. Enfin il paraît y avoir des points où les cellules du mésenchyme arrivent au contact, offrant la même apparence qu'une masse épithéliale à éléments sans contours distincts.

Le mésenchyme se retrouve avec ces différents aspects dans l'intestin, il s'y glisse d'une façon analogue. Au stade I l'endoderme, primitivement étalé à la surface du vitellus, vient d'achever de se

condenser vers la ligne médiane et, par une sorte d'invagination, de se convertir en un tube ou, par places, en un cordon solide ; il représente dès lors l'épithélium intestinal. Il adhère en bas au vitellus, dans sa région moyenne au moins, en haut au tronc ou plus exactement à une masse de mésenchyme lâche, située au-dessous de la corde dorsale et des lames musculaires; sur les côtés il est tapissé par l'épithélium du cœlome, épais, cylindrique. Le tube digestif est donc uniquement formé à cette époque par ces deux couches épithéliales, intestinale et péritonéale, séparées par une ligne nette. On voit pourtant, sur la coupe transversale, ces deux couches s'écarter en haut, et le mésenchyme à cellules étoilées y pénétrer en resserrant ses mailles. Plus tard il s'y glisse en assez grande quantité, formant en coupe un croissant, et s'entasse à la partie supérieure de l'intestin, en même temps que le point d'attache se rétrécit pour former le mésentère.

Même dans les régions où ces phénomènes sont le plus nets, ils sont bientôt masqués par un autre processus. L'épithélium du cœlome devient moins haut, perd ses limites et se confond plus ou moins complètement avec le mésenchyme sous-jacent. L'épithélium intestinal paraît alors entouré d'un tissu peu épais, mais très dense, où l'on ne voit pas d'éléments à contour distinct, mais seulement des noyaux petits, serrés et disposés concentriquement. On sait qu'à un stade antérieur (Henneguy) des cellules se détachent des lames latérales pour former la masse de mésenchyme sous-cordale; il est probable que maintenant, de nouveau, des cellules se séparent de l'épithélium péritonéal (lames latérales des stades antérieurs) pour venir prendre part à la formation du mésenchyme intestinal. (Ziegler (56) paraît partager cette opinion.)

Dès le stade K l'intestin, dans sa portion moyenne qui seule nous intéresse, est donc formé, en dehors de l'endoderme, d'une couche mésodermique peu épaisse représentant le mésenchyme et l'épithélium péritonéal plus ou moins confondus. Mais plus tard (vers la fin du stade L), et avant l'apparition de la rate, ce dernier se sépare de nouveau et constitue une assise distincte.

Pendant que se forme le mésenchyme, se creusent dans son épaisseur des canaux vasculaires et s'établit la circulation intestinale. Je m'arrête un instant sur ce point, qui va nous offrir le rapport anatomique le plus important pour la rate en voie de formation.

Circulation intestinale primitive. — Balfour a montré que la circulation primitive des Élasmobranches et de tous les poissons en général tend à rappeler celle de l'amphioxus : un vaisseau dorsal ou aorte, parcourant toute la longueur de l'embryon, se continue à la queue avec un vaisseau ventral qui revient vers le cœur et qu'il appelle veine sous-intestinale. Sur son trajet se développe le foie; en arrière du foie, sa portion la plus antérieure devient veine porte, puis veine intestinale, tandis que la postérieure (au delà de l'anus) s'en sépare, devient veine caudale et se met en rapport avec les veines cardinales formées plus tardivement. Il est facile de retrouver ces détails sur la truite et de constater de plus que le vaisseau veineux fait sa première apparition au voisinage immédiat de l'anus [1].

Plus tard, lorsque l'intestin se sépare complètement du vitellus, la veine sous-intestinale le suit et se prolonge en avant dans sa paroi. En arrière, elle cesse d'être en connexion avec la caudale qui vient s'aboucher dans les cardinales; en revanche elle reçoit du sang de 2 ou 3 petites branches venues de l'aorte. Ziegler (**68**), qui les appelle les artères anales, a décrit chez le saumon et chez la perche une première circulation très analogue à celle-ci. Lereboullet (**57**) avait déjà vu et nommé la veine sous-intestinale.

Laissant de côté les détails de développement de cette circulation, je voudrais en donner l'aspect au moment où va apparaître la rate, c'est-à-dire tout au début du stade M (fig. 1, pl. I). Du cœur [2], le sang passe presque immédiatement dans les vaisseaux branchiaux; ceux-ci forment deux racines aortiques qui bientôt se réunissent et se placent sous la corde dorsale. A son extrémité postérieure, l'aorte se recourbant vient se continuer avec la veine caudale; en avant,

1. Dès la fin du stade I, alors qu'il n'existe encore du système vasculaire que le cœur et une partie de l'aorte, on voit un large vaisseau, formé par une simple paroi endothéliale, apparaître entre le tube endodermique intestinal encore tangent au vitellus, et ce dernier : c'est la veine sous-intestinale. Elle n'existe que dans la région qui précède immédiatement l'anus, et se perd en avant; en arrière, au contraire, elle se divise en deux branches qui passent de chaque côté de l'intestin anal qu'elles entourent comme une boutonnière, et se réunissant forment une amorce encore très courte pour le tronc de la veine caudale. Dès le stade K, l'aorte rejoint l'extrémité de cette dernière; la circulation peut alors suivre le chemin indiqué par Balfour, la sous-intestinale venant en avant se perdre dans les trajets sans parois propres continues qui existent à la surface du vitellus, et rejoindre le cœur.

2. Ceci a été établi par l'étude de la circulation sur le vivant, complétée, pour les points où l'observation directe est impossible, par la reconstitution à l'aide des coupes en séries.

celle-ci devient la veine du tronc (Stammvene de Ziegler; Vena vertebralis de Wenckeback (67) par fusion presque complète des deux cardinales postérieures; c'est seulement en arrière du rein céphalique qu'elles se reconstituent, la droite restant prédominante. Elles reçoivent les cardinales antérieures, forment les canaux de Cuvier, et se réunissent dans le sinus veineux; là afflue aussi une grosse veine, rapportant le sang de la vésicule vitelline. La circulation intestinale est simple. En arrière du rein céphalique et au niveau du bourgeon de la vessie natatoire, l'artère cœliaco-mésentérique (*cm*) se détache de l'aorte: elle donne deux branches principales, l'une (cœliaque) vient se répandre dans la masse pancréatique en un réseau capillaire (un de ses rameaux au moins allant directement rejoindre la sous-intestinale), l'autre, artère intestinale, se place au point d'insertion du mésentère sur l'intestin, et descend le long de son bord supérieur jusqu'au voisinage de l'anus; elle y est renforcée par les artères anales venant directement de l'aorte. Son extrémité se recourbe, se place au bord inférieur de l'intestin, et, remontant en avant, forme l'origine définitive de la sous-intestinale. Celle-ci (*SI*), arrivée au voisinage du foie, se place au côté gauche de l'intestin, et décrivant un tour de spire très allongé dans sa première moitié, passe au-dessus de l'intestin, redescend rapidement à son côté droit, se place aux côtés du canal cholédoque et pénètre dans le foie où elle se divise pour se répandre sur le vitellus. A son point culminant (fig. 1), elle reçoit une veine sus-intestinale, beaucoup moins importante, et une autre, à direction rétrograde (future gastro-splénique). A partir de ce double confluent, elle peut déjà recevoir le nom de veine porte : c'est en ce point précis que sa paroi va se différencier pour donner naissance à l'organe que nous étudions.

A ce moment, les embryons ont 8 à 10 millimètres de long; un bourgeon dorsal hémisphérique de l'endoderme apparaît en avant, ébauche de la vessie natatoire, et marquant le début du stade M. Au niveau du fütur estomac la paroi intestinale commence à s'épaissir, l'épithélium forme des plis. La veine sous-intestinale, qui jusque-là était simplement creusée dans une saillie du mésoderme, tend à se soulever, à se séparer de l'intestin, à lui devenir simplement tangente. Nous y reviendrons bientôt.

Origine et évolution des globules du sang avant l'apparition de la rate. — Les embryogénistes sont loin d'être d'accord sur l'origine

des éléments du sang chez les poissons osseux [1]. On admet généralement qu'il y a d'abord une simple circulation de plasma, et cela peut persister chez certaines espèces jusqu'à l'éclosion, ainsi que cela a été montré, par exemple chez l'Engraulis (Wenckeback), le Labrax (Ziegler), l'Alose (Pouchet et Biétrix) (**58**).

Les éléments figurés apparaissent plus tard. Pour les premiers auteurs, Vogt, Aubert (**37**), Lereboullet, ils se forment à la surface du vitellus et pénètrent de là dans le corps de l'embryon. Kuppfer (**32**), Gensch, Götte adoptent une manière de voir analogue, mais ils précisent, et les font dériver des noyaux du parablaste. Pour Hertwig (**26**), le mésenchyne tout entier, chez les vertébrés ovipares, dériverait de cellules qu'il nomme mérocytes, issues de ces noyaux vitellins. Je ne crois pas devoir m'arrêter sur ce rôle du parablaste dans la formation des globules du sang. Hoffmann a montré qu'il devait être considéré comme un organe de nutrition, dont les éléments, se répandant dans le corps de l'embryon, remplissent le rôle d'une sorte de sang provisoire en y portant les matériaux élaborés dans le vitellus. Wenckeback (**67**), Ziegler (**68**), ont limité également là sa fonction, et M. Henneguy (**25**) a suivi tout particulièrement chez la truite le sort des globules issus de la fragmentation des gros noyaux parablastiques. Il a montré comment ils se répandent dans tout l'embryon, restant facilement reconnaissables à un ou deux gros corpuscules réfringents qu'ils contiennent, et finissent par se résorber sans prendre part à la formation des organes. Il paraît évident que, tout au moins, ils ne sont pas une source importante de cellules de mésenchyme chez les Téléostéens, et l'on ne trouve de véritables cellules sanguines en nombre qu'au stade I, après que la *masse intermédiaire* a commencé à en fournir.

Le cœur pourtant en montre quelques-uns avant cette époque; d'après Œllacher (**51**), Ziegler, Henneguy, il se forme au stade G ou H, aux dépens d'un groupe de cellules analogues à celles du mésenchyme, et dérivant comme elles des lames latérales. Les unes s'ordonnent en une couche continue pour former l'endothélium, les autres restent libres ou le deviennent par prolifération du revêtement déjà formé. Aubert, Hoffman, Henneguy les ont vues se détacher ainsi de l'endothélium. J'ai pu observer aussi ce mode de

1. Pour l'histoire plus complète de ce développement je renvoie à l'historique donné par Ziegler (**68**) et par M. Henneguy (**25**).

formation ; il paraît se continuer jusqu'à des stades beaucoup plus avancés. Mais ces premières cellules, rares, ne peuvent guère être considérées comme différentes des cellules mobiles du mésenchyme, et représentent avec elles des sortes de cellules sanguines primitives non spécialisées en hématies, ni même en leucocytes ; elles affectent les allures de ceux-ci, mais s'en distinguent par un noyau simplement arrondi. C'est seulement maintenant que nous allons voir apparaître assez brusquement, et en nombre considérable tout d'abord, des éléments comparables aux hématies.

Masse intermédiaire. — Œllacher a nommé lame ou masse intermédiaire deux cordons cellulaires pleins s'étendant de la région anale jusqu'en avant du rein céphalique, et détachés de chaque côté de la partie proximale de la lame latérale ; ils viennent se réunir sous la corde dorsale, se limitant assez nettement du mésenchyme environnant, quoiqu'ils ne représentent, comme le fait remarquer Ziegler, qu'une modalité de ce mésenchyme, issu en grande partie des mêmes lames latérales. D'après Wenckeback et Ziegler, qui l'ont bien étudiée, le premier chez la Perche, l'Orphie, le second chez le Saumon et le Brochet, la masse intermédiaire peut être considérée comme un vaisseau plein dont les cellules périphériques formeront la paroi endothéliale, les centrales des globules du sang. Ce vaisseau correspond aux veines cardinales, généralement réunies sur une grande partie de leur parcours en un tronc unique (Stammvene). L'aorte se forme d'une façon analogue aux dépens de la masse intermédiaire, et antérieurement aux cardinales [1].

1. L'aorte, qui chez le saumon, d'après Ziegler, se forme directement aux dépens du mésenchyme, dériverait aussi, chez le brochet, de la masse intermédiaire dans une petite partie en arrière du rein céphalique ; ou tout au moins des globules sanguins venus de la masse intermédiaire pénétreraient dans l'aorte à travers la paroi incomplète. « *Man muss annehmen dass die Blutkörperchen aus den intermediären Zellmassen in die Aorta übertreten* », et plus loin : *die Wanderzellen durch die Wand der Aorta hindurchdringen und als Blutkörperchen weggeschwemmt werden.*

J'ai pu voir, chez la truite, l'aorte se former en grande partie aux dépens de la masse intermédiaire, et de la façon suivante. Au moment de la fermeture du blastopore vitellin et un peu après (commencement du stade I), la masse intermédiaire examinée sur des coupes transversales, forme un tout compact remplissant à peu près l'espace hexagonal compris entre l'intestin, les canaux de Wolf, les masses musculaires et la corde ; elle s'avance *jusqu'au contact de celle-ci,* dont elle n'est séparée que sur la ligne médiane par la tige subnotocordale. Elle est formée de belles cellules polyédriques à noyau arrondi renfermant un ou plusieurs amas irréguliers de chromatine. On voit bientôt, en certains points des deux masses plus ou moins complètement fusionnées, des cellules périphériques s'aplatir et leur constituer un revêtement partiel, tandis qu'en d'autres elles sont mal limitées du mésenchyme environnant. Mais en

De la dissociation de cette masse, après formation des deux vaisseaux, résulte la mise en liberté d'un grand nombre de cellules, qui sont considérées comme les hématies primitives. Chez l'Engraulis et le Labrax, où les hématies manquent à une période avancée du développement, on a constaté également l'absence d'une masse intermédiaire. Elle doit donc être considérée chez les poissons qui possèdent des hématies de bonne heure, comme l'origine première de la majeure partie de ces éléments. Mais ils sont bien différents encore de ceux de l'adulte et nous devons maintenant les suivre dans leur évolutiou, et voir quelles sont les sources successives aux dépens desquelles ils augmenteront de nombre et se renouvelleront.

Évolution des hématies. — Examinées dans les vaisseaux, sur l'embryon vivant, ou sans addition de réactif en dehors du corps de l'embryon, les premières hématies se présentent sous l'aspect décrit par Lereboullet (**38**), dès leur mise en liberté, dès le commencement

même temps, de pareilles cellules aplaties apparaissent par files dans l'intérieur de la masse, et la divisent par places en deux moitiés symétriques (dans la région antérieure au rein céphalique où il y aura deux cardinales, et aussi en quelques parties limitées de leur trajet dans le tronc), mais plus généralement en quatre parties inégales, les inférieures beaucoup plus considérables (cardinales), les supérieures destinées à la formation de l'aorte. La ligne de séparation horizontale est irrégulière, incomplète; ici elle entame beaucoup la masse de cellules polyédriques, là, au contraire, elle passe au-dessus d'elle, s'appliquant directement contre le revêtement endothélial extérieur. Les cellules polyédriques ainsi isolées dans la partie supérieure de la masse, se dissocient alors, s'arrondissent et forment des hématies primitives, libres dans la lumière du vaisseau aortique, limité par une couche de cellules plates qui n'est pas toujours continue. Quelques cellules polyédriques entrent dans la constitution de la paroi et s'en détachent successivement plus tard. Cette parenté étroite des éléments de revêtement avec les éléments libres, et avec ceux du mésenchyme environnant, est un fait bien connu, mais sur lequel on ne saurait trop insister, puisqu'il se reproduit à l'origine des organes hématopoiétiques. (M. Pouchet a signalé, il y a longtemps déjà, chez le macropode des cellules se détachant des parois vasculaires pour tomber dans le sang.) Elle rend la description ingrate, puisque le même vaisseau paraît sur une coupe dériver de la masse intermédiaire et sur la suivante du mésenchyme, mais on s'en rendra compte en n'oubliant pas, comme Ziegler le montre, que mésenchyme et masse intermédiaire ne sont que deux modalités point toujours nettement séparées d'un même tissu, que cellules étoilées fixes, endothéliales, sanguines ne font qu'un; c'est seulement à partir de la mise en liberté des éléments de la masse, qu'elles vont commencer à se différencier. Chez la truite donc, et plus nettement que ne l'a vu Ziegler ailleurs, l'aorte se développe au stade I, à la limite supérieure de la masse intermédiaire, et en grande partie à ses dépens. J'ajouterai que, peut-être à cause de la présence de la tige subnotocordale, son ébauche est sur beaucoup de points du parcours nettement double à l'origine, fait commun chez les vertébrés en général. Sur des embryons plus âgés, on voit encore parfois son calibre divisé par des brides, dernières traces de cette division.

C'est seulement ensuite, au commencement du stade K, qu'une dissociation analogue de la masse a lieu dans le tronc unique ou double des cardinales, de la même façon que pour l'aorte.

du stade K. Ce sont, dit-il, des corpuscules irréguliers, se rapprochant de la forme sphérique, « de grosseur inégale, et brillants comme des perles ». Elles sont presque incolores, d'une très légère teinte plutôt verdâtre que jaune, réfringentes, avec un éclat cireux. (Pl. II, fig. 17, *h*, *h'*.) Lereboullet les considère comme dépourvues de noyau; on constate pourtant assez facilement au centre une tache plus claire qui finit par se limiter par un contour légèrement indiqué; puis de grosses gouttelettes sarcodiques se produisent en différents points de la surface, et le globule se déforme. Sur les pièces fixées, dans les coupes, les hématies sont un peu contractées, elles ont un corps cellulaire presque homogène prenant vivement la matière colorante. (Pl. II, fig. 13.) Le noyau sphérique offre un ou plusieurs amas irréguliers de nucléine qui paraissent parfois les points d'épaississement d'un réseau délicat difficile à voir. Un grand nombre de ces noyaux, un sur vingt environ, sont aux différents stades de la karyokinèse; ils se multiplient donc d'une façon très active (*k*, *k'*). Cette multiplication avait déjà commencé sur les cellules polyédriques de la masse intermédiaire, qui ont gardé lors de la dissociation leurs caractères primitifs, sauf que le corps, plus homogène, s'est un peu contracté et arrondi autour du noyau. Le diamètre de ces éléments sur le vivant est de 10 à 12 μ et de 8 à 10 sur les pièces fixées; celui du noyau de 6 à 7 1/2 μ sur les unes et les autres. A côté de ces hématies, on rencontre quelques leucocytes, plus gros, à corps plus réfringent, grisâtre, qui se déplacent en émettant de courts pseudopodes. La figure 17, *l*, en représente un saisi en marche, et mesurant 15 μ, ce qui est leur taille moyenne.

Les perles sphériques incolores issues de la masse intermédiaire sont bien les premières hématies; pourtant on peut hésiter à leur accorder ce nom, tellement elles diffèrent des hématies de l'adulte. L'absence d'une quantité appréciable d'hémoglobine, le corps cellulaire formé d'un protoplasme finement granuleux, presque homogène, assez réfringent pour masquer le noyau, et se teignant vivement par le carmin et l'hématoxyline, les éloignent des hématies pour les rapprocher d'une variété de cellules sanguines jeunes ou d'hématoblastes que nous retrouverons plus tard dans d'autres organes (rate, rein).

Ces hématies primitives, relativement peu nombreuses, se multiplient avec rapidité par division indirecte et subissent des transfor-

mations graduelles qui les rapprochent des hématies adultes[1].

Graduellement, leur noyau diminue de volume, le corps perd son affinité pour les matières colorantes, un peu de sa réfringence, se charge d'hémoglobine et s'aplatit.

Dans le cours du stade L ces modifications commencent à se montrer nettement. Les vaisseaux ont une teinte générale jaune orangé pâle. Les hématies contenues sont encore très peu colorées, jaune ambré; leur réfringence est diminuée, on aperçoit le contour du noyau; les dimensions et la forme sont très variables; en général elles sont un peu aplaties suivant un de leurs diamètres, lenticulaires subglobuleuses. Le corps est limité par une ligne plus nette et ne prend que très peu le carmin; les noyaux paraissent plus granuleux, surtout les petits; ces granules paraissent souvent faire partie d'un réseau de plus en plus serré (fig. 14 et 18, *h*).

Au stade M, la transformation est plus accentuée (fig. 19). Les hématies ont acquis leur couleur caractéristique; elles sont aplaties, lenticulaires, quelques-unes allongées; le noyau toujours sphérique fait une légère saillie au milieu. Elles ont de 12 jusqu'à 15 et 17 μ dans leur plus grand diamètre, le noyau est réduit au contraire à 5 ou 6 μ. On remarque parmi elles (*b*, *c*) quelques formes beaucoup plus petites (7-12 μ), ovoïdes, un peu aplaties ou en larmes, plus colorées, plus réfringentes, dans lesquelles le noyau n'apparaît pas d'abord; il se montre à la longue, plus petit, mais plus nettement limité que dans les autres. En faisant agir du vert de méthyle formique sur le sang examiné d'abord dans le sérum, on se rend compte que ce sont des éléments jeunes produits au moins en partie par karyokinèse; on en trouve en effet quelques-uns encore attachés 2 à 2; ou des formes en 8 ayant une réaction analogue, où apparaissent les figures caractéristiques. On retrouve toutes ces formes dans les coupes; le corps des hématies ne s'y colore plus, mais se ratatine un peu et tend à devenir globuleux; le réseau nucléaire est de plus en plus serré et foncé.

C'est vers cette époque qu'apparaissent les premiers rudiments de la rate. Mais c'est seulement un peu plus tard, à peu près à l'éclosion, que les hématies achèvent leur transformation. Pour cela elles s'aplatissent encore, le noyau également déprimé fait saillie au milieu, et donne à l'ensemble vu de trois quarts l'aspect bien connu de la planète Saturne. Mais de nouveau les contours de ce noyau, devenu sénile, s'estompent, il ne paraît

1. Il est assez difficile chez l'embryon de recueillir une quantité de sang pur suffisante pour l'examen. Les éléments ont été observés (1-10 homogène Verick) soit sur le vivant au moment où la circulation se ralentit, soit dans le sang qui s'écoule après section de la queue et qui peut être examiné tel, ou additionné d'une certaine quantité de sérum très faiblement iodé. L'examen ne peut durer que quelques minutes, des altérations se produisant assez rapidement. Les figures 17 à 19 (Pl. II) ont été prises sur des globules ainsi étudiés. — Je donne comme terme de comparaison et pour les détails du noyau, des corpuscules sanguins pris dans les vaisseaux sur des pièces fixées au liquide de Fol, surcolorées à l'hématoxyline et décolorées à l'alcool acidulé. Les éléments y conservent à peu près leur forme, ils tendent pourtant à diminuer un peu de diamètre et à devenir légèrement globuleux (fig. 13 à 15, Pl. II).

plus que comme une tache sombre mal limitée. Les hématies atteignent définitivement leur état adulte, ou plutôt cet état sénile qui est, comme l'a bien montré M. Pouchet (54) (57), caractérisé par une sorte de dégénérescence hémoglobique avec commencement de régression du noyau. On trouve pourtant parmi elles encore un certain nombre de formes plus jeunes, véritablement adultes, qui ont conservé les caractères du stade précédent (M) et où le noyau reste visible et limité par une ligne nette; enfin quelques-uns des tout jeunes éléments précédemment signalés.

Comme l'on devait s'y attendre, plus les globules rouges du sang se rapprochent du terme de leur évolution, et plus diminue en eux la faculté de se reproduire par division indirecte. Au stade K, le nombre des hématies aux différents stades de la karyokinèse était en moyenne, comme nous l'avons vu, de 1 sur 20. Il descend d'abord lentement au stade L, puis tombe très rapidement pendant le suivant. Je relève, pour la fin du premier, le chiffre de 1 sur 30; pour le second, ceux de 1 sur 45, puis 1 sur 100, puis 1 sur 5 à 600. Au commencement du stade M′ leur recherche devient très difficile; il arrive de compter 2000 globules sans trouver une seule karyokinèse [1]; pourtant on en rencontre encore quelques-unes très rares. Flemming, Bizzozero, Péremeschko, Löwit, Denys, Phisalix, ont montré d'ailleurs que ces divisions se retrouvent chez tous les vertébrés ovipares adultes, peu abondantes en particulier chez les poissons d'après le second de ces auteurs. Chez le triton M. Pouchet refuse aux globules rouges la faculté de se segmenter, sauf « tout au début de l'existence de l'hématie comme élément distinct ». On voit qu'ici les karyokinèses se retrouvent à la vérité sur des hématies déjà chargées d'hémoglobine, mais qu'elles deviennent de plus en plus rares. Il est bien probable que les globules rouges à noyau représenté par une tache sombre mal limitée sur le vivant, et paraissant, sur les fixations, formés d'un réseau à travées épaissies serrées et plus ou moins confondues (amas mûriforme se colorant en masse après certains réactifs, non colorable après l'action prolongée de l'acide picrique, chromique, du bichromate), globules qui sont la presque totalité à partir de l'éclosion, sont en effet incapables de se diviser. C'est la période d'état fonctionnel, de spécialisation à

1. Ces relevés ont été faits sur des coupes fixées et colorées de la même façon (liqu. de Fol, hématoxyline), en comptant sur des coupes successives du cœur et de l'aorte un grand nombre de globules (de 500 pour les premières, de 2 000 à 3 000 pour les dernières). Il n'a été tenu compte que des stades de la karyokinèse, s'étendant entre la disparition et la reconstitution de la membrane nucléaire.

la fonction respiratoire, que les auteurs nomment généralement l'état adulte. Pour réserver le nom de jeunes à d'autres formes, et pour bien marquer cet état sénile caractérisé par l'impuissance à se reproduire, j'appellerai de préférence ces éléments : hématies vieilles ; les hématies adultes seront celles qui, quoique chargées d'hémoglobine, identiques de forme, possèdent un noyau plus petit bien limité et encore colorable. Ce sont vraisemblablement ces formes et les plus jeunes dérivées de transformation d'un autre élément qui gardent seules la propriété de se diviser, et, comme il s'en produit constamment, il n'est pas étonnant qu'on trouve jusque chez l'adulte et surtout dans les organes hématopoiétiques, un certain nombre de karyokinèses.

Je dois, avant d'aller plus loin, signaler une de ces sources de rajeunissement qui fonctionne bien avant la rate : je veux parler des veines cardinales, et du tissu d'aspect lymphoïde qui se développe autour d'elles dans l'épaisseur du rein [1].

1. Dans le cours du stade L, tandis que les hématies commencent à subir leurs transformations, on continue à trouver dans le sang quelques rares éléments, qui, par leurs caractères, continuent à représenter les premières cellules issues de la masse intermédiaire, et surtout les premières cellules errantes dans le sang avant cette époque, cellules que nous retrouvons également à l'origine de la différenciation du tissu splénique. Sur le vivant, elles sont incolores, arrondies, réfringentes; après l'action des réactifs on y voit un noyau généralement sphérique, beaucoup plus rarement lobé; le corps, presque homogène, se teint vivement par le carmin. Sur le vivant, comme sur les coupes, j'ai pu constater qu'elles étaient accumulées dans les veines cardinales, où elles formaient la majorité. Leur origine est facile à voir. On se rappelle comment les cardinales dérivent de la masse intermédiaire : les cellules centrales se détachant pour former des hématies, les périphériques s'aplatissant pour constituer la paroi. Pourtant on a déjà vu qu'en certains points, des groupes de cellules globuleuses pouvaient rester adhérentes à cette paroi, en faire partie intégrante pendant un certain temps, puis se détacher. Ce processus se continue longtemps encore. Les cardinales, s'élargissant, tendent à entourer les canaux de Wolf; sur leur tronc se développent de larges veinules, ou de véritables dilatations ampullaires. C'est principalement au fond de ces culs-de-sac que des cellules continuent à se détacher de la paroi bourgeonnante, et aussi, semble-t-il, du mésenchyme sous-jacent, dont la paroi endothéliale est mal limitée. C'est aux dépens de ce mésenchyme, très réduit maintenant, que se développera, après l'éclosion surtout, le parenchyme d'aspect lymphoïde interposé aux éléments propres du rein, comme l'ont vu Ziegler (**68**) et Emery (**16**), et qui est soupçonné de donner aussi naissance à des globules du sang chez l'adulte. Ziegler, sans en donner de preuves précises, considérait déjà comme possible, qu'avant la formation du tissu lymphoïde, le mésenchyme pût fournir des globules sanguins à la veine voisine. Il fait remarquer avec justesse, que cette veine étant la source première de ces éléments au moment où elle dérive de la masse intermédiaire, cette région garderait pendant toute la vie la fonction hématopoiétique. (*Da die Stammvene selbst den ersten Blutkörperchen den Ursprung gibt, so würde daraus resultiren dass die Blutkörperchen, im Embryo, an einem Orte entstehen, der zeitlebens diese Function beibehält.*) Emery est également porté à admettre que le sang et les vaisseaux se forment sur place aux dépens du « blastème cellulaire du rein » (mésenchyme). Il ne rentre pas dans mon sujet de suivre le développement de cet organe; je voulais seule-

II. — *Apparition et développement général de la rate.*

En disséquant sous la loupe une truite qui vient d'éclore, on trouve, après avoir ouvert avec précaution la cavité abdominale sur le côté et écarté la vésicule vitelline, un tube digestif encore rectiligne, dans lequel l'estomac est déjà reconnaissable à un léger renflement. A son côté supérieur, la vessie natatoire se détache de l'œsophage sous forme d'un court appendice en doigt de gant. Le foie et la vésicule biliaire se reconnaissent facilement. Au côté gauche et dorsal de l'intestin, et immédiatement en arrière de l'estomac, on peut déjà apercevoir une petite crête longitudinale saillante, transparente, incolore, très délicate (fig. 2, Pl. I) : c'est l'ébauche de la rate, comme on peut s'en convaincre en répétant la dissection les jours suivants, jusqu'à ce que l'organe ait pris sa forme, sa couleur et ses rapports définitifs.

On peut remonter beaucoup plus loin et assister à la formation de cette ébauche. Pour cela, il faut revenir en arrière jusqu'au début du stade M, immédiatement après l'apparition du bourgeon de la vessie natatoire. Prenons un œuf arrivé à ce stade, entre le 50e et le 60e jour après la fécondation environ, ou 15 jours à 3 semaines avant l'éclosion, sur les pontes que j'ai étudiées; déchirons sa coque à l'aide d'une pince, d'un coup de ciseau fendons la vésicule dans le sérum très faiblement iodé, le vitellus s'y mêle sans précipiter, et, avec un pinceau fin, on peut en débarrasser complètement l'embryon. Portons-le sur une lame dans une goutte de sérum [1], coupons la tête en arrière de la région branchiale : nous pourrons à la loupe, à l'aide d'une aiguille, isoler tout le tube digestif rectiligne, en rompant la fine lame de mésentère qui l'attache à la colonne vertébrale, et en le coupant au voisinage de l'anus. Si on l'examine au microscope, l'intestin se montre alors comme formé essentiellement d'un tube à paroi épaisse, très réfringente, striée transversalement, constitué par l'épithélium intestinal; il est entouré par une très mince couche transparente, plus épaisse dans la région

ment prendre acte de la formation continue de globules du sang dans cette région, bien avant l'époque du développement de la rate. Nous connaissons maintenant l'évolution du sang jusqu'à ce moment, et d'autre part l'état de la circulation et du mésenchyme intestinal : le terrain est prêt pour aborder l'étude de cet organe.

1. On peut également la fixer préalablement par l'exposition pendant quelques minutes aux vapeurs osmiques.

stomacale, représentant le mésoderme. Dans cette même région, la lumière est virtuelle; plus en arrière elle s'élargit et est remplie par un liquide jaune verdâtre, probablement d'origine biliaire. La veine sous-intestinale apparaît nettement, remplie de sang, simplement tangente en arrière au côté ventral de l'intestin, puis décrivant un demi-tour de spire autour de lui, d'abord pour se placer à son côté gauche, ensuite au supérieur; arrivée là, elle se réfléchit assez brusquement au côté droit pour se diriger en bas vers le foie en formant un coude [1]. Dans son trajet aux faces gauche et supérieure de l'intestin, sa paroi externe est épaissie, particulièrement au sommet du coude, blanchâtre et réfringente comme l'épithélium intestinal et ne partageant qu'avec lui ce caractère, de sorte que la chose frapperait de suite l'œil le moins exercé. En outre, sa surface interne n'est plus lisse, mais mamelonnée, tomenteuse. (J'ai pu, dans quelques cas, revoir tous ces détails par transparence sur l'embryon vivant, en écartant quelque peu le sac vitellin.) Ces derniers caractères vont s'accentuant, tendent à se localiser au coude même de la veine et, quelques jours plus tard (stade M′) (fig. 3, Pl. I), en répétant l'observation, on trouve à cette place l'épaississement augmenté et formant une sorte de crête arrondie, ou de boudin, d'environ trois dixièmes de millimètre de long, sur un demi de large; en avant il se termine assez brusquement par une tête arrondie, en arrière il diminue et se continue par une queue allongée, portion de paroi encore tomenteuse, mais faiblement épaissie, qui se prolonge au delà sur une longueur au moins égale, mais qui cessera de croître et s'affaissera même plus tard; ce petit corps blanchâtre, très réfringent, peut dès maintenant être considéré comme la rate. Son extrémité antérieure est toujours éloignée de deux à trois dixièmes de millimètre du point où se déversent côte à côte les canaux cholédoque et pancréatique, faciles à reconnaître tous deux; elle naît donc ici tout en arrière de la région duodénale et d'abord sans connexions avec l'estomac.

Sur la plupart des sujets examinés, la rate se présente sous cet aspect; il y a pourtant quelques légères variations. Au confluent même des veines sus et sous-intestinales, une petite veine à trajet rétrograde vient également se jeter (veine gastro-splénique); la tête

1. Je supposerai toujours, dans les descriptions, l'animal dans sa position naturelle, le ventre *en bas*, la tête *en avant*.

de la rate se prolonge généralement jusque sur la première portion de cette veine, et semble aussi n'être qu'un renflement de sa paroi. J'ai même vu plusieurs fois une rate sur la sous-intestinale, et plus avant une petite rate accessoire complètement détachée, sur la veine descendante. Les rates multiples peuvent donc apparaître dès l'origine comme des ébauches séparées.

Quelques coupes d'ensemble à travers la région serviront à préciser les rapports. Les figures ci-après représentent quatre coupes transversales intéressant un renflement splénique tout récent, mais assez limité ; une coupe optique longitudinale indique les niveaux auxquels ont été faites les sections, la partie du trajet des veines cachée derrière l'intestin y est marquée par un pointillé. Les rapports de la rate avec ces veines sont fort nets ; mais on voit de plus que l'organe, dans sa région antérieure, est étroitement accolé contre un gros renflement du mésenchyme intestinal qui, outre les vaisseaux nommés, renferme des lobules glandulaires. Ce sont les ramifications du pancréas : un de ces cordons est en contact immédiat avec la rate. Chez les Téléostéens donc existe aussi dès l'origine le rapport étroit avec le pancréas, signalé par les auteurs chez les autres vertébrés.

Jusqu'à l'éclosion et au delà, la rate conserve une forme et une position analogues, tout en faisant une saillie de plus en plus accentuée et en augmentant lentement de volume. C'est à ce moment qu'on peut, comme je l'ai signalé tout d'abord, l'apercevoir parfaitement dans de simples dissections faites sous la loupe. Profitons-en pour suivre rapidement ses changements de forme et de rapports.

Vers la fin du stade N, le tube digestif croissant plus rapidement que les parties voisines, commence à s'incurver dans la région stomacale pour former l'S dont j'ai parlé chez l'adulte. La partie postérieure de l'estomac et l'antérieure du duodénum, pivotant autour d'un axe transversal passant par le pylore, viennent s'étendre en travers dans la cavité abdominale (fig. 4, Pl. I) ; puis le mouvement continue et chacune de ces deux parties croît de façon à former un coude de plus en plus prononcé et finalement un U stomacal, auquel fait suite un U duodénal renversé, l'ensemble formant la figure d'un ∞ couché, dans lequel le point de réunion des deux jambages représente le pylore (fig. 5).

La position de la rate est, de ce fait, absolument modifiée. Pen-

dant que le tube digestif était encore rectiligne, elle s'est déjà peu à peu déplacée le long de l'intestin, et son extrémité antérieure a remonté jusqu'à la région postérieure de l'estomac encore droit. Fortement attachée à cet organe au point qui sera le sommet même

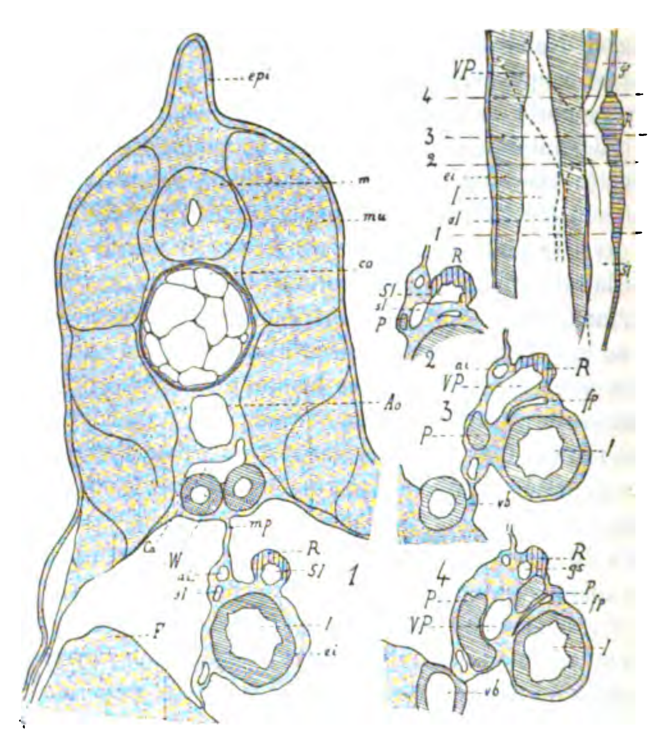


Fig. 1. — Sur un tube digestif d'embryon de truite au stade M, représenté en coupe optique longitudinale en haut et à droite, 4 coupes transversales ont été dessinées, intéressant l'ébauche de la Rate (*R*). Les niveaux de ces coupes ont été marqués par des lignes interrompues portant les numéros des figures correspondantes; dans la postérieure seule tout le corps a été dessiné. — *Epi*, épiderme; *m*, moelle épinière; *mu*, masses musculaires; *co*, corde dorsale; *Ao*, aorte; *Ca*, tronc commun des veines cardinales; *W*, canaux de Wolf; *mp*, mésentère primitif; *I*, intestin; *ei*, épithélium intestinal; *R*, rate; *P*, pancréas; *SI*, veine sous-intestinale; *VP*, veine porte; *Sl*, veine sus-intestinale; *ai*, artère intestinale; *gs*, veine gastro-splénique; *fp*, fente péritonéale; *vb*, vésicule biliaire; *F*, foie. — La rate se présente comme un épaississement de la paroi de la veine sous-intestinale en arrière, de la gastro-splénique en avant. Grossi environ 30 fois en diamètre.

de sa grande courbure, la tête de la rate le suit dans ses déplacements, est refoulée en arrière, et l'organe entier devient d'abord transversal, puis se renverse, s'éloignant peu à peu de l'intestin, auquel il n'adhère d'abord plus que par sa partie postérieure, puis dont il se détache complètement (fig. 2, 4, 5 et 6, Pl. I). Il finit ainsi,

quand la courbure stomacale est terminée, par avoir exécuté un mouvement de bascule complet. Son extrémité antérieure, sa tête globuleuse, est devenue postérieure; sa queue au contraire, toujours plus mince, mais nettement limitée, est maintenant antérieure; l'ensemble a la forme en virgule renversée, accolée le long de la branche pylorique de l'estomac. Elle est séparée de lui par une portion adjacente du pancréas (P), aussi volumineuse et souvent de même forme, qui l'a suivie dans ses déplacements et avec laquelle on peut la confondre sur le vivant, tant qu'elle n'a pas acquis sa couleur caractéristique, et sur les pièces fixées. En s'éloignant de la région duodénale, maintenant courbée en crosse, la rate lui est restée reliée par une toile épiploïque de plus en plus saillante, qui finit par s'étendre en travers de tout le 2e jambage de l'S (*a*, fig. 5). Pendant que l'organe a accompli ce mouvement (stade O) et a achevé de se bien délimiter des tissus voisins, de transparent et incolore il est devenu jaune rosé, puis rougeâtre; sa couleur sera bientôt aussi foncée que l'adulte. Chez la jeune truite, souvent il s'éloigne ensuite un peu de l'estomac, auquel il ne reste plus attaché que par ses vaisseaux; rarement il s'aplatit et envoie une pointe en arrière, de façon à prendre la forme en fer de lance [1].

La simple observation à la loupe ou à un faible grossissement, est insuffisante pour se rendre compte exactement des connexions successives de l'organe, avec les vaisseaux surtout, et avec le mésentère. C'est pourtant un point de première importance; le rapport primitif avec la veine intestinale est, comme nous le verrons, capital dans l'histoire de la rate chez tous les vertébrés, mais il n'est nulle part aussi net que chez les Téléostéens, à cause de la disposition du mésentère et du pancréas. Il importe donc de suivre en détail, en comparant des coupes en séries, le procédé par lequel, chez ces animaux eux-mêmes, la rate perd ses premiers rapports pour en contracter de nouveaux.

Le mésentère des poissons adultes échappe à toute description,

1. Si cette description s'applique à la grande majorité des cas, il se présente d'assez fréquentes exceptions de détail qui peuvent devenir des causes d'erreur, surtout quand il s'agit d'isoler l'organe pour les dissociations. Il arrive assez souvent que la rate est formée de deux moitiés complètement séparées ou réunies par un pont très mince de substance, c'est dans ces cas surtout qu'on peut prendre pour elle l'amas pancréatique voisin qui simule par sa forme la rate normale. Plus rarement elle s'éloigne plus ou moins de sa place habituelle; j'en ai vu quelquefois qui, par des adhérences secondaires, s'étaient détachées du cul-de-sac stomacal pour venir se fixer solidement en face, contre l'intestin.

tellement il est percé de trous, réduit à des brides ou à des franges surchargées de graisse, état souvent compliqué par des adhérences secondaires. Chez l'embryon, il est beaucoup plus simple, mais manifeste bientôt cette tendance à la dissociation. Le mésentère primitif est une simple toile, très mince et courte, rattachant dans toute sa longueur le tube digestif à la colonne vertébrale. A son insertion sur le premier, et dans sa région moyenne (Pl. I du texte) le mésenchyme intestinal s'épaissit de bonne heure, de façon à constituer un large empâtement (4) dont les lobules du pancréas diffus viennent occuper la majeure partie [1]. Bientôt, dès le stade K, une fente triangulaire (fp) apparaît sur les coupes dans le renflement (arrière-cavité des épiploons) (fp, Pl. I et II du texte), et progresse d'avant en arrière, le divisant en deux lames qui vont l'une à l'estomac puis à l'intestin, l'autre au foie et plus loin à l'intestin aussi. C'est la seconde surtout, la droite, qui est envahie par le pancréas; elle se confond à son insertion hépatique avec le mésoderme qui entoure le canal cholédoque, jouant le rôle de ligament hépatico-duodénal ou petit épiploon. C'est elle qui représente avec le mésentère primitif la partie capitale du mésentère définitif, et contient l'artère cœliaco-mésentérique, plus loin l'artère intestinale qui y fait suite. Peu de temps après l'éclosion, les deux vaisseaux sont accompagnés sur tout leur parcours par une traînée de tissu adipeux qui permet de les retrouver facilement. (Pl. II du texte, *a*.)

La lame gauche, beaucoup moins importante, représente le mésogastre définitif (msg). Elle soutient l'œsophage et l'estomac, puis le duodénum, mais en ce point, et bien avant la formation de la courbure stomacale, elle finit par se déchirer et disparaître. La partie antérieure de la rate y est d'abord comprise, puis simplement tangente. Cette lame se continue enfin avec une sorte de petite frange épiploïque plus tard graisseuse, qui renferme la veine sous-intestinale et la suit dans son tour de spire. C'est également sur cette frange que se continuent la rate et un lobule pancréatique. La veine sous-intestinale, suivie d'arrière en avant, passe donc de là, presque directement, dans la lame droite (où elle reçoit la veine sus-intestinale), puis se dirige dans son épaisseur vers le foie. J'insiste peu

1. Dans une note à la *Société de Biologie* (18 mai 1889) j'ai appelé l'attention sur le développement de ce pancréas, dont bientôt les lobules s'irradient en larges traînées dans l'épaisseur de la paroi mésodermique de l'intestin, jusqu'au foie d'une part, jusque près de l'anus de l'autre.

ici sur ces dispositions du mésentère, bien plus faciles à comprendre chez les Sélaciens; on pourra néanmoins s'en rendre compte en comparant les Pl. 1 et 2 du texte.

Pendant la dernière période du stade N, auquel répond cette description, une légère modification a commencé dans les rapports de la rate, qui semble remonter en avant le long de l'intestin, atteint le niveau de l'embouchure du cholédoque, le dépasse et arrive en contact avec l'estomac. La planche II du texte montre l'état des choses vers cette époque, et l'on peut y voir la même

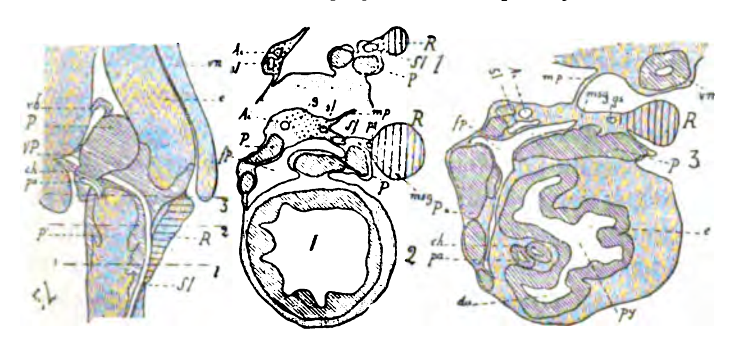


Fig. 2. — La région moyenne du tube digestif, chez une truite éclose depuis quelques jours, est représentée à gauche; *e*, estomac commençant à s'incurver; *vn*, vessie natatoire; *R*, rate; *P*, masse pancréatique principale; *P*, lobules pancréatiques s'irradiant en nappe autour de l'intestin; *vb*, vésicule biliaire; *ch*, canal cholédoque; *pa*, canal pancréatique; *VP*, veine porte, continuant la veine sous-intestinale (*SI*). — Trois coupes transversales, dont les niveaux sont indiqués par des chiffres correspondants, ont été dessinées à un plus fort grossissement. Sur la première et la plus postérieure (1), la queue de la rate, 2 lobules pancréatiques, et la veine sous-intestinale sont saillants à la surface de l'intestin dans une frange épiploïque. Sur les 2 suivantes le mésentère primitif (*mp*) s'insère sur un épaississement du mésoderme intestinal divisé en 2 lames par une fente péritonéale (*fp*) (arrière-cavité des épiploons); la Rate (*R*) étant adhérente à la lame gauche ou mésogastre (*msg*); *py*, pylore; *du*, duodénum; *vn*, vessie natatoire; *gs*, veine gastro-splénique; *SI*, veine sous-intestinale; *sI*, sus-intestinale; *g*, graisse.

coupe transversale (3) intéresser à la fois l'extrémité de la rate, celle de la vessie natatoire, le pylore et les canaux cholédoque et pancréatique.

La même coupe montre qu'à partir de ce moment, et de ce moment seulement, à cause de l'extension à la surface de l'estomac d'une masse pancréatique voisine, la rate est fortement adhérente à cet organe, à lui seul, et obligée de le suivre dans ses mouvements; au contraire la lame droite du mésentère n'a plus de rapports avec lui. Par conséquent, si dans la courbure en S que va subir la région stomaco-duodénale du tube digestif, le pylore reste fixe, comme cela se produit en effet, l'estomac et le duodénum pourront se

recourber en glissant, sans l'entraîner, au-devant de cette lame droite (mésentère définitif) et des organes qu'elle renferme, tandis que la rate sera forcée de suivre l'estomac. C'est en effet ce qui se produit durant la durée du stade O, pendant que se forme la courbure stomacale. Il en résulte quelques nouveaux rapports. Le mésentère définitif doit se détacher un peu du duodénum pour lui permettre de former sa crosse, cela lui est d'autant plus facile qu'il est déjà criblé de trous, et réduit par places à de simples brides. Le mésogastre s'en est de plus en plus éloigné en gardant ses attaches avec l'estomac dont il forme maintenant le seul soutien. Au sommet de la grande courbure il prend fin, continué pourtant par la frange épiploïque que j'ai signalée. Celle-ci a gardé ses attaches : d'une part au même cul-de-sac stomacal, de l'autre au côté gauche de l'intestin; elle a donc été obligée de s'élever à mesure que s'approfondissait la courbure duodénale, si bien qu'elle s'est transformée dans sa partie antérieure en une mince toile insérée au pourtour de l'Ω duodéno-stomacal et tendue à travers cet espace. La rate a gardé ses rapports avec elle et en couronne toujours la crête dans sa partie la plus antérieure. On voit (fig. 5, Pl. I) cette toile mise en évidence par écartement de l'intestin.

Que sont devenus dans ces déplacements les vaisseaux et notamment la veine sous-intestinale, dont les connexions avec la rate sont si intéressantes? J'ai essayé de le représenter en quelques figures schématiques (fig. 7, Pl. I). A l'époque de son apparition, la rate semblait due à un épaississement même de la paroi de cette veine; son extrémité antérieure seule s'en détachait dans une petite portion, mais pour s'accoler immédiatement à un affluent direct de ce vaisseau, affluent à direction rétrograde, et que nous pouvons nommer dès maintenant veine gastro-splénique.

Par suite du changement de position des organes, la veine intestinale, solidement reliée au foie, reste à peu près fixe, et la rate tend à s'en écarter de plus en plus; à mesure qu'elle se rapproche du pylore, elle s'en détache d'avant en arrière. De petites veinules s'étaient formées (nous verrons comment) reliant le tissu splénique à la veine; plus les deux organes s'éloignent et plus s'allonge leur tronc d'abord très court; elles tendent à se fusionner les unes avec les autres. Dès l'éclosion (B) nous en voyons deux allant de la rate, l'un à la veine sous-intestinale, l'autre à la gastro-splénique. Plus tard (C) elles deviennent plus nombreuses. Quand la rate commence

à exécuter son mouvement de bascule, elle achève rapidement de se détacher de la veine, et n'y reste bientôt plus adhérente que par son extrémité postérieure; l'angle d'abord aigu qu'elle forme alors avec elle s'ouvre de plus en plus, devient droit, puis obtus (D, E). On voit à ce moment trois veinules sortir de la rate : l'antérieure allant toujours à la veine gastro-splénique; la moyenne et la postérieure se dirigeant directement vers la sous-intestinale; ces trois troncs sont le long du bord adhérent de la rate reliés l'un à l'autre par de petites anastomoses. Les deux derniers finissent par se confondre, car on ne voit plus bientôt qu'un tronc unique longeant ce bord adhérent (le long duquel il remplace la sous-intestinale) et la masse pancréatique voisine, et recevant des affluents des deux côtés; c'est lui qui ramène le sang veineux splénique, sauf celui de la partie tout antérieure; on peut donc le désigner sous le nom de veine pancréatico-splénique. A l'extrémité de la rate, il se jette immédiatement dans la veine sous-intestinale; mais les deux organes continuant à s'éloigner perdent ce dernier point de contact, le tronc pancréatico-splénique s'allonge, et, la courbure stomacale terminée, nous le trouvons sous forme d'un vaisseau ascendant, allant rejoindre la veine; vaisseau qui s'étire avec les progrès de la croissance et qu'on retrouve chez l'adulte, très long, accolé contre la paroi de la région pylorique de l'estomac, entrant bientôt dans la masse des appendices polariques où il retrouve la veine principale (fig. 6. Pl. I, ps).

Celle-ci n'ayant pas participé aux déplacements de l'estomac, a très peu varié dans son trajet, seulement, vu la courbure qu'a prise le duodénum, elle le croise à angle droit au voisinage immédiat du pylore. C'est vers ce point seulement qu'elle reçoit comme précédemment la veine sus-intestinale; c'est là qu'on devrait encore trouver la rate, si elle n'avait été entraînée. Plus loin, elle reçoit quelques affluents gastriques, après quoi, devenue veine porte, elle traverse la masse pancréatique principale pour entrer dans le foie aux côtés du canal cholédoque. Avant de croiser le duodénum, elle se trouve placée, dès que la courbure stomacale est achevée, au milieu des appendices pyloriques qui commencent à se développer.

Quant à la petite veine gastro-splénique, elle reçoit toujours un affluent de la tête de la rate (splénique accessoire), mais, suivant l'estomac, elle se trouve éloignée de plus en plus de la veine intestinale, et ne la rejoint qu'après avoir ramené le sang d'une partie des

parois stomacales; chez le jeune on la voit former un tronc qui remonte le long de la portion cardiaque de l'estomac. Anastomosée comme nous l'avons vu à la pancréatico-splénique, elle forme avec elle une anse qui suit à peu près la grande courbure de l'estomac et au-dessous de laquelle se trouve suspendue la rate par une série de petites veines.

Peu de chose à ajouter pour les artères. Tant par l'observation directe qu'en reconstituant les vaisseaux de la région à l'aide de coupes en série, il est relativement aisé de s'assurer qu'aucune branche artérielle ne pénètre dans la rate avant l'éclosion ni pendant les jours qui suivent. On a vu que, tout à l'origine, la circulation de l'intestin était exclusivement veineuse, ses vaisseaux formaient l'unique voie de retour de toute la partie postérieure de l'embryon vers le foie, puis le cœur. Cet état ne se modifie que lentement. A l'époque de l'éclosion il n'y a encore qu'une petite artère intestinale au point d'insertion du mésentère. En maintenant vivant sur la lame de verre, dans une petite cellule de paraffine, un alevin dont on a avec beaucoup de soin ouvert sur le côté la paroi abdominale, et écarté la vésicule, on peut voir la circulation intestinale continuer pendant un certain temps dans ce vaisseau, dans la veine, et dans le réseau capillaire interposé. C'est seulement vers la fin du stade qu'on aperçoit, aux côtés de la veine, le sang circulant dans une seconde petite artère (artère sous-intestinale), qui, la suivant dans sa spire, vient rejoindre l'artère intestinale principale ou sus-intestinale [1] en avant du pylore seulement.

A l'époque correspondant à la première de ces observations, les coupes en série examinées avec le plus grand soin ne montrent aucune branche artérielle pénétrant dans la rate. A l'époque correspondant à la seconde, l'examen devient plus difficile, pourtant on peut reconnaître une ou deux petites branches pénétrantes. Quand la veine s'éloigne de la rate, l'artère sous-intestinale reste aux côtés de la première, et il se forme, par le même procédé que pour les veines, une ou deux petites artères pancréatico-spléniques parallèles à la veine du même nom, et plus tard une splénique accessoire.

1. Pendant toute la vie l'artère principale de l'intestin est à son bord dorsal (A. sus-intestinale), la veine principale (V. sous-intestinale) au bord ventral; l'artère sous-intestinale, la veine sus-intestinale sont des formations secondaires et restent toujours moins importantes.

III. — *Développement du tissu splénique.*

Si le tissu de la rate adulte présente quelques difficultés à l'étude et nécessite pour être bien compris l'emploi de méthodes spéciales, telles que les injections variées, le pinceautage ou le secouage des coupes, etc., on se trouve tout d'abord bien autrement embarrassé en face du même tissu à l'état embryonnaire. On le comprendra surtout si l'on se rappelle qu'à l'époque où il subit les modifications les plus intéressantes, l'organe entier mesure environ 1 dixième de millimètre de largeur sur 3 dixièmes de longueur; que l'alevin est encore dans l'œuf ou vient d'en sortir, et qu'on est gêné par la présence d'une volumineuse poche vitelline. On y trouve par contre quelque avantage, l'extrême transparence de l'embryon permet souvent l'examen des tissus vivants à un fort grossissement. Après de nombreux et pénibles tâtonnements, après avoir à peu près complètement échoué dans des tentatives d'injection, je me suis arrêté aux méthodes suivantes : 1° Autant que possible examiner sur le vivant, c'est-à-dire en agissant comme je l'ai indiqué précédemment, pour voir la position de la rate; détachant le tube digestif et l'observant dans du sérum très faiblement iodé, en évitant l'écrasement à l'aide de tasseaux. On peut employer de cette façon jusqu'aux objectifs à immersion, et faire agir différents réactifs dont on dépose une goutte au bord de la lamelle. — 2° En seconde ligne, je placerai les coupes en série à la paraffine. Quoiqu'il soit indispensable d'en avoir de plus épaisses, on ne peut suivre les détails que sur de très fines coupes faites au 1/200 de millimètre (microtome à bascule). L'embryon est tué dans le mélange chromo-acétique ou le liquide de Fol; le premier m'a semblé préférable dans le cas particulier. Immédiatement après la mort, la vésicule est tranchée d'un coup de ciseau, et le vitellus enlevé au pinceau dans le liquide de Muller, où il se dissout. Puis l'embryon est remis à fixer dans le mélange chromo-acétique, maintenant que les viscères pourront être directement en contact avec le liquide. Sur les alevins plus gros il est bon de les détacher complètement du tronc. Après vingt-quatre heures, quarante-huit pour les plus gros, la pièce est lavée et portée dans l'alcool à 70°. La coloration se fait en masse au carmin boracique; après le liquide de Fol, j'ai préféré le carmin aluné ou l'hématoxyline. — 3° Enfin, en

troisième lieu, les dissociations montreront les éléments isolés et permettront de se rendre compte de leur forme exacte. L'isolement est, à l'origine surtout, très difficile sur l'organe frais; on écrase les éléments sans pouvoir les séparer; un seul réactif a pu me les montrer un peu nettement, c'est le liquide de Muller. L'alevin y est fixé avec les mêmes précautions que précédemment; après trois semaines environ de macération, le tube digestif est enlevé, porté sous la loupe, où la rate est détachée avec les aiguilles. Il importe de la séparer avec grand soin surtout du tissu pancréatique voisin dont il reste souvent quelques lobules adhérents. La dissociation est faite dans une goutte de picro-carmin étendu, auquel on ajoute presque immédiatement de la glycérine.

L'examen à plat dans le sérum pouvant donner une sorte de vue d'ensemble du tissu, peu précise dans les détails, je commencerai par en indiquer les résultats.

Reprenons à un fort grossissement le tube digestif représenté Pl. I du texte. Prise un peu en arrière, sur l'intestin, la veine sous-intestinale, vue en coupe optique, paraît limitée extérieurement par une paroi [1] assez épaisse, réfringente, et comprenant toute l'épaisseur du mésenchyme, tapissé en dehors par l'endothélium péritonéal, en dedans par l'endothélium vasculaire dont on aperçoit par places les noyaux allongés et légèrement saillants au milieu d'une cellule aplatie. La paroi ainsi composée augmente graduellement d'épaisseur, devient plus en avant le renflement splénique; très nettement ce renflement n'est que cette paroi épaissie. On y reconnaît en dehors l'endothélium péritonéal, mais en dedans, l'endothélium vasculaire a disparu; il est pourtant bien visible sur la paroi opposée. Dans toute son épaisseur, cette bosselure est formée d'un tissu très réfringent dans lequel on finit par apercevoir vaguement de gros noyaux clairs. En approchant de la surface de la veine, on distingue un peu mieux, et l'aspect est celui que donnerait un amas de petits leucocytes arrondis, serrés les uns contre les autres; les plus superficiels font saillie dans la veine, quelques-uns sont plus dégagés encore. D'autres ne tiennent plus

1. C'est par extension que j'emploie ce mot, car la paroi *propre* de la veine est à cette époque réduite à la couche endothéliale; la veine étant un tube tangent au tube intestinal, tout le mésenchyme qui l'entoure lui forme une paroi apparente dont une petite partie seulement prendra part à la constitution des tuniques définitives du vaisseau.

que par un point, ou paraissent simplement posés, pour ainsi dire, sur la paroi; enfin on en trouve libres dans la veine, mélangés à des hématies, parfois très nombreux. Il en résulte une paroi d'un aspect tomenteux, framboisé, singulier pour un vaisseau, et qui ne peut être dû qu'à un arrêt en ce point d'éléments charriés par le sang, ou au contraire à une prolifération de la paroi elle-même dont les cellules se détachent. L'absence de l'endothélium rend dès maintenant plus vraisemblable la deuxième hypothèse. Les éléments superficiels, seuls bien visibles, sont de petits globules un peu irréguliers, mais sans véritables pseudopodes, très réfringents, et dont le noyau n'apparaît nettement qu'à la mort de la cellule. On voit alors qu'il en remplit une grande partie, et que, sur quelques-unes même (mais ceci plus tard surtout), le corps cellulaire est réduit à une mince enveloppe. A mesure qu'agit le réactif, on voit aussi les cellules superficielles se gonfler et devenir de plus en plus saillantes. Au bout de quelques jours, et dès que l'épaississement, mieux localisé, prend la forme de la rate embryonnaire (fig. 3, pl. I), (stade M), la partie postérieure, qui reste amincie et constitue à l'organe une sorte de queue, conserve les mêmes caractères, reste en retard de développement, mais la tête et le corps commencent à se modifier, et, en les suivant jusqu'à l'époque de l'éclosion à peu près, on les voit se différencier de la façon suivante. La paroi veineuse se régularise de nouveau, et bientôt on peut distinguer à sa surface, par places au moins, certaines cellules plus aplaties qui reconstituent un endothélium. Dans l'intérieur du tissu, on remarque simplement une tendance de certains éléments plus foncés à en entourer d'autres, plus clairs et à gros noyau. Mais si l'on ajoute sur le bord de la lamelle une goutte d'acide osmique, on voit, à mesure qu'elle pénètre, se dessiner entre ces éléments arrondis, une sorte de réseau brun clair, réfringent, cristallin, formé de travées anastomosées dans tous les sens, et analogue à celui qu'on obtient en traitant de même le réseau cellulaire du mésenchyme dans l'expansion caudale. Dans chaque maille, on aperçoit parfois un ou plusieurs gros noyaux appartenant à des cellules plus claires qui y sont contenues, et dont les contours n'apparaissent pas nettement. L'action de l'acide continuant, les préparations noircissent et ne peuvent se conserver; c'est une image un peu fugitive, nette en certains points seulement, et qui, non comparée avec les coupes, aurait d'autant moins de valeur, que,

vu sa réfringence, ce réseau ne laisse pas voir ses noyaux propres.

Outre l'aspect réticulé mis en relief par l'acide osmique, le simple examen dans le sérum montre dès cette époque quelques rares hématies isolées dans l'intérieur du tissu. Elles paraissent étoilées, déformées, moulées dans un espace vide entre les éléments voisins. Elles possèdent d'ailleurs les caractères des hématies vieilles; il n'y a donc aucune raison pour qu'elles se soient formées sur place, il est probable qu'au contraire elles se sont insinuées à travers les cellules lâchement unies de la paroi dépourvue d'endothélium. Un ou deux jours après l'éclosion, nouvelles modifications importantes. L'endothélium est nettement reformé sur la veine, mais, par places, on voit s'enfoncer dans le tissu splénique, de petits vaisseaux pénétrants bordés à leur entrée par l'endothélium réfléchi. Ces veinules, très courtes, semblent un peu plus loin perdre bien vite toute paroi propre et se trouvent ainsi vis-à-vis du tissu splénique dans la situation où était la veine elle-même à l'origine. Les hématies disséminées dans l'organe apparaissent plus nombreuses, quelquefois en amas irréguliers ou par files; elles remplissent souvent les troncules veineux et se répandent irrégulièrement de là dans le tissu. Elles deviennent de plus en plus abondantes, et vers le milieu du stade N (une quinzaine de jours après l'éclosion), elles commencent à donner à la rate une teinte jaune rosé qui va s'accentuant, et qui, limitée d'abord à des îlots, s'étend peu à peu à l'organe tout entier. En même temps les veinules y pénètrent plus profondément, et s'y différencient à partir de leur embouchure. Mais vers cette époque l'organe s'est peu à peu nettement limité des tissus voisins, il atteint quelquefois déjà un millimètre de longueur et deux dixièmes de millimètre d'épaisseur; sa transparence diminuée ne permet pas de continuer les observations d'une façon utile. Je noterai seulement que les noyaux à mince couche protoplasmique enveloppante, qui tranchaient sur le tissu par leur plus grande réfringence, sont devenus plus nombreux (noyaux d'origine) et que, tout à fait vers la fin, j'ai pu constater la présence de quelques rares cellules contenant soit du pigment, soit de petites gouttelettes réfringentes.

Examen des coupes. — La différenciation presque complète du tissu splénique a lieu dans une période qui s'étend un peu avant et un peu après l'éclosion, durant le stade M′ et la première partie du stade N. C'est surtout sur les coupes faites chaque jour pendant

cette période et comparées aux observations précédentes, qu'on peut la suivre pas à pas. Pour la commodité de l'étude, on peut pendant la durée de cette évolution distinguer quatre phases, quatre aspects successifs et caractéristiques du tissu. Il est presque inutile d'ajouter que cette division est un peu artificielle, et que certains points de l'organe sont encore au premier de ces stades, alors que d'autres ont atteint le dernier.

I. — La première phase correspond au premier examen que nous avons fait sur l'organe frais, alors qu'il existe un simple épaississement mal limité de la paroi veineuse (commencement du stade M). On se rappelle qu'un peu avant (fin du stade L), la veine intestinale apparaissait sur les coupes comme un simple trou bordé d'endothélium, creusé au milieu d'un renflement du mésenchyme intestinal, renflement encore peu dégagé des parties voisines. La figure 1, Planche II, montre une coupe de la future région splénique à cette époque. Le mésenchyme intestinal, peu épais, y est constitué par un tissu dense dont les cellules sont difficiles à distinguer, les noyaux petits et serrés; la couche profonde plus sombre, et à noyaux allongés, paraît déjà se différencier en fibres musculaires. L'endothélium péritonéal se sépare assez nettement du tissu sous-jacent; il est formé, sur les faces latérales de l'intestin, de petites cellules cylindriques pressées, en palissade, qui vont s'aplatissant et s'espaçant sur la face supérieure. Trois vaisseaux de quelque importance : l'artère intestinale (*ai*), à son côté la petite veine sus-intestinale (*sI*), à gauche la veine sous-intestinale (*SI*); elle possède comme les autres un endothélium assez net, moins marqué sur celle de ses parois qui est distale relativement à l'intestin.

Au commencement du stade M au contraire, la veine est devenue saillante, tangente à la surface de l'intestin (fig. 2, Pl. II), sa paroi distale épaissie se modifie. Les cellules de l'endothélium péritonéal se sont encore aplaties, et, prenant plus fortement le carmin, se distinguent presque toujours d'une façon absolument nette du tissu sous-jacent. Dans tous les cas, leur différenciation fonctionnelle est plus accentuée que précédemment, et il est hors de doute qu'elles sont incapables de fournir un appoint au tissu propre du renflement splénique. J'insiste sur cette remarque, parce que tout récemment (décembre 1889) Toldt (66) a émis l'opinion que la rate se développe surtout aux dépens de l'épithélium du cœlome. Si, chez les Mam-

mifères notamment, la grande épaisseur de cet épithélium et sa limitation un peu vague peuvent justifier cette manière de voir, du moins paraît-il impossible de l'appliquer à la truite. A partir de ce moment d'ailleurs l'épithélium s'aplatira et se délimitera de plus en plus nettement, comme on peut s'en assurer sur les coupes d'embryons plus âgés (fig. 5 à 9).

Mais au-dessous de l'épithélium, tout autre est l'activité cellulaire. L'endothélium de la veine n'est reconnaissable que sur sa face proximale (fig. 2, *en*); sur l'autre, issu tardivement du mésenchyme, il s'est de nouveau confondu avec lui, et toute la paroi épaissie est en voie de bourgeonnement (*R*). Son aspect est le même ici que vue à plat; elle est irrégulière, festonnée, les cellules superficielles faisant saillie; d'autres paraissent simplement adhérentes, d'autres sont libres dans la lumière du vaisseau et mêlées aux hématies. Il est intéressant de comparer des embryons fixés avec différents réactifs. Après la fixation par le liquide de Kleinenberg et le liquide de Müller qui gonflent les éléments, l'aspect tomenteux est exagéré comme il le paraissait sur le tissu frais au bout de quelque temps; après fixation par le mélange chromo-acétique ou le mélange de Fol, qui au contraire rétractent un peu, la saillie des cellules est moins marquée. Sur toutes, il est quelques coupes où la surface interne de la veine apparaît un peu déchiquetée, mais la chose est plus nette sur les dernières. En certains points en effet, elle prend l'aspect d'une sorte de dentelle; ces points, quoique plus rares, sont particulièrement favorables pour l'étude. Les cellules arrondies, saillantes, semblent avoir été détachées, et la dentelle ainsi dégagée est formée par des cellules étoilées unies par leurs prolongements (fig. 5, *cr*). En avançant dans l'intérieur de la paroi, les mailles se rétrécissent, sont remplies par d'autres éléments plus clairs, à limites peu nettes (*cs*), et le tissu reprend l'aspect de mésenchyme à éléments serrés. Pourtant, en certains points, on retrouve des cellules arrangées en réseau, faisant suite aux premières. Mais, quelques jours plus tard, quand la saillie est un peu plus accentuée, l'apparence réticulée devient plus nette, bien qu'elle ne soit pas visible partout. La figure 7, Pl. I, en montre un exemple, on la retrouvera çà et là ensuite dans les coupes d'embryons plus avancés ; s'il est impossible de la mettre partout en évidence, il faut remarquer qu'il s'agit d'éléments jeunes encore très semblables les uns aux autres, et que les mailles du réseau ne peu-

vent être dégagées. L'action de l'acide osmique sur les pièces fraîches nous a d'ailleurs déjà montré ce réseau sous un autre jour. Le mésenchyme à cellules serrées, indistinctes avant, est donc, dans ce premier état, *caractérisé en ce point par la mise en réseau d'une partie de ses cellules, une autre partie restant contenue dans les mailles*. L'ensemble forme un tout encore indissolublement lié (sauf à la surface), mais dès maintenant les cellules enveloppantes représentent, comme nous le verrons, le réticulum splénique définitif, les cellules enveloppées représentent les éléments libres, ou susceptibles de le devenir. Il y a entre ce tissu et le mésenchyme tel que nous l'avons vu dans la queue par exemple, cette différence, c'est que dans le second on n'apercevait qu'un certain nombre de cellules migratrices cheminant entre les mailles, tandis qu'ici ces mailles sont remplies par des éléments de ce genre que depuis la disparition de l'endothélium rien ne sépare du sang contenu dans la veine [1]

II. — Le second état du tissu est caractérisé par l'*apparition d'un certain nombre de petits espaces arrondis très clairs*, contenant un noyau lobé, qui, vus à un faible grossissement, semblent être autant de trous creusés à l'emporte-pièce dans le tissu (fig. 2, 2 *bis*, et suivantes *l*, *l'*, *l''*, Pl. II). Il y en a parfois dès le moment où l'on commence à distinguer la structure réticulée, mais ils ne deviennent abondants et n'attirent l'attention que lorsque la tête de la rate se détache en coupe sur la veine comme un épaississement bien localisé, semi-circulaire (fig. 2 *bis*, Pl. II), la queue gardant les carac-

1. Avant d'aller plus loin, il importe de remarquer les modifications des noyaux. Avant l'épaississement ils étaient en général petits, la coloration n'y montrait sur un fond clair qu'un ou deux nucléoles vers le centre; quelquefois ce nucléole paraissait suspendu par quelques fils d'un réticulum nucléinien à larges mailles et à travées très déliées; maintenant de tels noyaux sont toujours prédominants ailleurs, rares dans l'épaississement splénique. Les noyaux de l'éminence sont pour la plupart plus gros, ovalaires ou un peu irréguliers, ils mesurent de 6 à 10 μ dans leur plus grand diamètre. Le nucléole est encore parfois distinct, mais généralement toute l'étendue du noyau apparaît finement granuleuse et, avec un bon objectif à immersion, montre par places les traces d'une disposition réticulée; chez les uns, ces granules ou ces travées de réticulum sont peu serrées, d'où un aspect pâle, chez d'autres au contraire très serrées, et le noyau paraît foncé. Par les réactifs contenant de l'acide osmique le fond du noyau redevient presque homogène, le nucléole au contraire, quand il existe, gagne en netteté. Enfin, les cellules rondes saillantes à la surface, celles qui plus loin remplissent les mailles, se distinguent souvent par un noyau sphérique, à contour plus marqué, et où la nucléine forme plusieurs amas irréguliers, comme dans les premières hématies. D'autres ont un noyau analogue, mais bi- ou quadrilobé. Les figures karyokinétiques sont plus nombreuses que dans les organes voisins, signe de la prolifération rapide du tissu.

tères du stade précédent. A un fort grossissement chacun de ces espaces clairs apparaît nettement limité par des éléments du réticulum anastomosés (fig. 6, *cr*). Dans les uns (*e*) c'est une simple cellule contenue, beaucoup plus pâle et moins granuleuse que les voisines, dont le noyau fortement coloré est divisé par de profondes incisures en 2 ou 4 lobes, si bien qu'on dirait souvent un groupe de 4 très petits noyaux juxtaposés, mesurant chacun de 2 à 4 μ en moyenne. Dans les autres (*e'*) même noyau et même corps cellulaire, mais celui-ci ne remplit plus toute la maille, il est rétracté contre une des parois, laissant un véritable espace vide, de sorte que le noyau paraît logé dans une petite cavité arrondie et reposant contre la paroi dans un lit de protaplasma clair, floconneux, mal limité du côté libre. Il semble donc qu'il y ait eu soit retrait, soit dissolution d'une partie du corps cellulaire, consécutif à la forme spéciale prise par le noyau. Enfin, il existe d'autres espaces clairs plus rares, formés d'une façon un peu différente (*e"*). Ici, comme dans les cellules végétales qui se chargent de vacuoles, la masse du protoplasma se condense autour du noyau appliqué contre une des parois de la maille, et reste reliée au moins temporairement au reste de son pourtour par des brides délicates. Si l'on se rappelle que le réseau n'est distinct que grâce à l'aspect plus clair des cellules contenues, si l'on trouve en outre (comme en fig. 9) des formes de transition et notamment des noyaux, *n*, *n'*, en train de se lober, on admettra sans difficulté que nous assistons à une simple transformation des cellules contenues de la phase précédente, transformation consistant à les isoler chacune au milieu d'une maille et accompagnée fort généralement d'une division incomplète du noyau.

III. — Pendant ces premières modifications nous sommes arrivés à l'époque de l'éclosion. La rate n'a cessé d'augmenter de volume, s'est éloignée un peu de la veine en avant (fig. 3, Pl. II) et, en arrière, forme sur elle un bourrelet considérable localisé seulement à une portion de la paroi distale (fig. 3 *bis*). Le reste de la paroi et aussi toute la partie postérieure de l'épaississement tendent à perdre leurs caractères primitifs, et à revenir à l'état de mésenchyme ordinaire pour former du tissu conjonctif. Il y a donc une partie du tissu préalablement transformé, qui reste inutilisée ; mais le reste évolue de plus en plus franchement vers l'état définitif du parenchyme splénique.

Peu à peu au cours de la période précédente on constatait ici, comme dans la première série d'observations, que, une partie des cellules saillantes dans la veine tombant dans le courant sanguin, l'autre s'aplatissant de nouveau, il se reforme un endothélium, dont les cellules sont pourtant plus épaisses et plus saillantes qu'ailleurs. Mais avant que cet endothélium soit partout reformé, une partie des petites cavités creusées dans l'organe entrent en communication avec la veine. Il faut se rappeler que chacune d'entre elles n'est pas close de toutes parts, mais représente simplement une maille du réseau dégagée par le retrait de l'élément libre contenu. Il en résulte que, lorsque deux de ces logettes d'abord pleines, puis transformées en véritables cavités par le procédé que nous avons vu, sont au contact, elles entrent naturellement en communication l'une avec l'autre. Or la figure 2 *bis* (e''') montre déjà un large espace vide, formé de cette façon par ouverture l'une dans l'autre de deux ou plusieurs des cavités primitives; la figure 8 (e''') montre une de ces cavités qui, de la même façon, est entrée en communication avec la veine dépourvue d'endothélium en ce point. On retrouve dans l'intérieur les petits noyaux quadrilobés dans leur lit de protoplasma. Au moment de l'éclosion ce processus se généralise; les cavités primitives se multipliant, celles au contact ouvrant les unes dans les autres et les plus voisines de la veine dans celle-ci, il en résulte un système très irrégulier, ramifié, de lacunes intercellulaires (v, v,) rétrécies aux points d'abouchement des cavités primitives, communiquant avec la veine, et par où le plasma sanguin et les hématies peuvent entrer dans la rate, par où aussi les cellules à noyaux lobés (leucocytes) et quelques autres, mises en liberté, et complètement détachées, s'échappent dans la veine, puisqu'on les aperçoit nombreuses dans celle-ci et rares maintenant contre les parois des lacunes (Pl. II, fig. 3, 3 *bis* et 9) [1].

Il suffit de se rappeler la disposition du réseau pour comprendre que les parois des lacunes ne sont autres que celles des logettes préexistantes, ou les travées lamelleuses irrégulières du réticulum primitif; ce sont par conséquent les cellules de ce réseau qui jouent le rôle d'endothélium. Si en beaucoup de points elles gardent leurs premiers caractères, séparant la lacune d'une logette pleine voisine

1. On ne voit bien ces lacunes que quand elles sont vides, ce qui arrive quelquefois sur l'organe entier par un hasard de préparation, souvent dans les fixations au liquide de Fol, surtout si l'on a soin de saigner d'abord l'animal.

(*cr*), en d'autres (et c'est généralement au voisinage de la veine) elles sont plus aplaties (*en*), prennent plus fortement les colorants et deviennent un véritable endothélium, en continuité avec celui de la veine. Le calibre des lacunes se régularise à partir de leur embouchure vers la profondeur de l'organe; à mesure, la différenciation endothéliale gagne dans le même sens. Sur la première partie de leur trajet, ce deviennent des veinules de 8 à 15 μ de diamètre en moyenne (c'est également la mesure des mailles du réseau); tandis qu'à l'extrémité des ramifications, qui conservent le caractère lacuneux, viennent sans cesse s'ouvrir de nouvelles cavités.

Ainsi donc, comparant les résultats donnés par ces coupes et par les observations sur le tissu frais, on voit que la formation d'un tissu splénique spécial avec ses veines, son réseau, et les éléments contenus, peut se résumer ainsi : en un point de la veine intestinale l'endothélium cesse d'exister comme formation à part, et, issu autrefois du mésenchyme sous-jacent, se confond de nouveau avec lui. Les cellules de celui-ci se divisent en deux groupes, les unes restant étroitement unies par de larges prolongements ou même corps à corps, enveloppent les autres, isolées, de façon à les enserrer comme dans autant de logettes incomplètes dont les parois forment les mailles d'un réseau à travées irrégulières, lamelleuses; les éléments enveloppés ont dès l'origine tendance à devenir libres [1]; les plus superficiels relativement à la sous-intestinale, sortent de leur maille et tombent dans le courant sanguin, mais ce mouvement ne peut pas s'étendre dans la profondeur; la portion superficielle du réseau se régularise et reforme endothélium; le processus arrêté à la surface de la grosse veine se continue sur des veinules qui en partent et s'avancent de plus en plus dans l'intérieur du tissu; nous venons de voir comment elles se forment; à mesure qu'elles pénètrent plus profondément, elles subissent la même transformation à partir de leur point d'abouchement, les cellules en réseau reformant un endothélium, et la mise en liberté de cellules nouvelles se limite à leurs extrémités ramifiées qui gardent le caractère lacuneux. Il en résulte ainsi une sorte de sinus veineux cloisonné, en communication avec la veine sous-intestinale, et placé sur elle en diverticule, sinus dont les mailles les plus reculées restent remplies d'éléments spéciaux, mis en réserve,

1. Je rapprocherai dès maintenant ce processus de celui par lequel se différencient les îlots de Wolff, la masse intermédiaire, etc.

se multipliant, et entrant peu à peu dans les veines efférentes. Je rappelle qu'à cette époque aucune artériole n'a pénétré dans la rate.

Ainsi donc, la troisième phase est caractérisée par la *formation d'espaces lacuneux qui, à partir de la veine se convertissent en veinules par régularisation de leurs parois*. Les figures montrent combien ces espaces sont énormes relativement au volume de la rate, dont la largeur atteint à peine un dixième de millimètre. Quand les coupes sont à la fois un peu épaisses et bien dégagées, il en résulte un aspect spongieux très caractéristique du tissu. Quand, au contraire, la veine est pleine de sang, on retrouve des hématies par files, ou par groupes dans les espaces veineux ; ce sont elles que l'on apercevait dans les examens à plat. Quelques-unes, plus rares, grâce à leur plasticité se faufilent plus loin dans des mailles encore pleines, où on les retrouve déformées et comme moulées dans les interstices irréguliers entre les cellules voisines.

A mesure que la tête de la rate tend à s'éloigner de la veine intestinale, les veinules s'allongent pour continuer à les relier (voy. fig. 7, Pl. I, et 3, Pl. II) ; à mesure aussi qu'augmente le volume de l'organe, veinules, espaces lacuneux et logettes creuses s'y multiplient. Pourtant il semble que le tissu intermédiaire croît plus vite encore, car la superficie des espaces vasculaires diminue relativement à ce tissu. Il est en effet le siège de très nombreuses karyokinèses, on en trouve à ce moment au moins une sur chacune de ces petites et minces coupes. Mais à peine les veines sont-elles formées, qu'un nouveau changement d'aspect, qui se précise 8 à 15 jours après l'éclosion, commence à attirer l'attention.

IV. — La quatrième et dernière phase est caractérisée par l'*apparition dans le tissu splénique d'un grand nombre de noyaux sphériques sombres* et répondant au type que Robin désignait sous le nom d'épithélium nucléaire, c'est-à-dire ayant l'air de noyaux libres, mais pourvus en réalité d'un corps cellulaire réduit au minimum. On voit sur la figure 4, *no*, ces petits noyaux, réunis en certaines régions, trancher sur le fond moins coloré de l'organe, qui n'a d'ailleurs subi aucune autre modification que l'extension déjà signalée du tissu dense relativement aux vaisseaux, et une augmentation de volume très notable. C'est à ce moment du développement que j'ai trouvé dans la rate le plus grand nombre de figures karyokinétiques.

Quelques noyaux de cet ordre avaient déjà apparu depuis longtemps, et il faut remonter assez loin en arrière pour en trouver l'origine. Au moment de la différenciation du réseau, la majorité des cellules contenues se distinguait peu des enveloppantes; en général pourtant, elles étaient plus claires. Elles possédaient un noyau arrondi, à nucléine plus abondante, et d'un aspect grossièrement granuleux et plus sombre. Les premières cellules qui quittent les mailles du tissu splénique en voie de différenciation sont donc comparables par leurs caractères aux cellules filles de la masse intermédiaire, et surtout à celles que nous avons vues plus tard continuer à se détacher des parois des cardinales ou de leurs affluents directs. Avant l'éclosion, quelques-unes d'entre elles tranchaient sur les autres par un corps très réduit, en même temps plus réfringent, plus coloré sur les coupes : ce sont elles que nous allons voir devenir plus nombreuses, sous le nom de noyaux d'origine. Au moment de la formation des espaces lacuneux, c'est surtout sous forme de cellules à noyau quadrilobé, à corps analogue à celui des premières, mais plus pâle, plus irrégulier, plus granuleux, que les éléments contenus sont mis en liberté, ils ont franchement des caractères de leucocytes. On voit dans tous les cas que ces trois sortes d'éléments dérivent des cellules enveloppées dans les mailles, cellules mères des éléments libres de la pulpe, et constituent une triple modalité dans leur évolution.

A l'époque où nous sommes arrivés, les premiers de ces éléments sont devenus rares dans la rate, et surtout dans ses veinules efférentes, les leucocytes à noyau lobé sont aussi plus rares en proportion; au contraire les noyaux d'aspect libre tendent à dominer. Pour exprimer la chose autrement, je puis dire qu'à partir de maintenant les éléments contenus ne sortent plus guère de la rate que sous la forme de leucocytes à noyaux lobés, et surtout de *noyaux d'origine* ou de leurs dérivés immédiats. Je les désignerai dès maintenant par ce nom, qui leur a été donné par M. Pouchet, dans ses études sur le sang des vertébrés en général et en particulier du Triton (**54** à **57**).

Je signalerai encore quelques particularités dans leur mode de formation. Depuis l'époque de l'éclosion surtout, les cellules emprisonnées dans les mailles du réseau, outre les divisions indirectes que j'ai signalées, et qui paraissent porter aussi bien sur elles que sur les cellules enveloppantes, ont une grande tendance à la division

directe, et un grand nombre de leurs noyaux paraissent plus granuleux, irréguliers, en bissac ou lobés ; souvent enfin, sur les dissociations, on trouve deux petits noyaux dans une même cellule. Si un certain nombre d'éléments s'échappent à l'état de leucocytes à noyaux simplement lobés, il en est donc qui se divisent complètement, et il résulte de leurs bipartitions successives une accumulation de quelquefois une douzaine de petits éléments dans une même maille du réseau, qui à l'origine en contenait un seul gros. Les figures 10 à 12 (Pl. II) (*no*), montrent des amas de ce genre un peu moins considérables, et des éléments en division. Dans ce cas les cellules filles revêtent surtout les caractères de noyaux d'origine. Il est pourtant d'autres points (fig. 12, *no*) où chacun d'eux est au contraire isolé dans une petite maille dont il paraît se détacher par retrait, condensation de son protoplasma autour du noyau. Dans tous les cas, si l'on en trouve de nombreux dans toute l'étendue de la rate, tranchant sur le reste du tissu, par la façon dont ils se comportent avec les réactifs colorants, c'est surtout par petites régions, par petits groupes, qu'ils subissent d'abord ce genre d'évolution qui tend à en faire des noyaux d'origine absolument nets. Nous verrons bientôt qu'ils ne sortent pas tous de la rate dans cet état.

Mais j'ai hâte d'en finir avec cette description d'ensemble des états successifs du tissu ; la rate a maintenant acquis les particularités de structure les plus caractéristiques, réseau, veines, noyaux de la pulpe, nous n'avons plus qu'à suivre quelque peu l'évolution de ces différentes parties. J'insisterai d'ailleurs peu sur ce sujet : les embryons de Téléostéens, si favorables à étudier quand il s'agit des premières phases du développement, le deviennent beaucoup moins plus tard ; les éléments tendent à être plus petits et moins nets, si nombreux sur les coupes qu'ils sont très difficiles à délimiter ; en outre, les hématies envahissent de plus en plus les nouveaux espaces lacuneux formés, se glissent partout, empâtant les détails pendant que l'organe prend une couleur rosée, puis rouge. Il reste d'autre part trop petit pour être accessible à d'autres modes d'investigation ; sur des truites écloses, de 5 à 6 mois et de plus de 5 centimètres de long, il n'atteint souvent encore que 2 à 3 mm. de longueur. Les squales, au contraire, sont très favorables pour ce genre d'études, et c'est sur cette partie surtout du développement de leur rate que j'insisterai.

Évolution du réseau et formation de la capsule. — Je n'ai pas à revenir sur l'origine du réseau, qui nous est connue, mais aux coupes on peut après l'éclosion ajouter les dissociations, qui nous le montreront sous un autre aspect et permettront de suivre ses transformations.

Dans les jours qui suivent l'éclosion, les cellules du réseau sont si délicates, si largement et si intimement unies, qu'il est presque impossible de les isoler, et qu'on dirait une sorte de plasmodie ajourée et réticulée [1]. C'est à peine si l'on peut obtenir quelques petits groupes d'éléments, presque confondus, formant une pâte protoplasmique granuleuse qui contient dans son épaisseur des noyaux pâles, dans les cavités dont elle est criblée des noyaux d'origine, ou plus souvent les cellules arrondies, moins foncées, qui les précèdent. Sur les bords de ces amas, on trouve parfois saillants des corps cellulaires à contours granuleux mal arrêtés et déchiquetés.

Il faut aller jusque vers le commencement du stade P, après l'achèvement de la courbure stomacale, pour trouver un changement appréciable. Les éléments du réseau ne se retrouvent encore presque jamais à l'état libre, mais il y a dans les préparations de grandes plaques, lisses sur une face (comme on peut s'en convaincre quand elles sont repliées), hérissées sur l'autre d'aspérités, de lamelles et de travées fragmentées, qui délimitent des mailles incomplètes, vides ou contenant encore des noyaux d'origine et autres éléments libres : ce sont des portions de la surface de l'organe, plus résistantes, qui ont déchiré et entraîné avec elles une partie du réseau voisin; du côté de la surface, les travées s'élargissent en lamelles qui, fermant complètement les mailles de ce côté, les convertissent en véritables alvéoles. Il en résulte ainsi une couche enveloppante, formée simplement par une différenciation des cellules du réseau plus largement unies entre elles; les noyaux pâles qu'on y voit sont généralement plus larges que ceux du réseau et aplatis.

C'est seulement après la perte complète de la vésicule, et sur de petites truites de 4 mois, déjà longues de trois à cinq centimètres, que j'ai pu isoler facilement les cellules du réseau plus solides, et adhérentes sur de moins larges surfaces. Elles sont très irrégulières, étoilées, rameuses; quelques-unes (fig. 23, *cr''*) sont à ce point hérissées de prolongements ramifiés, brisés, que leur aspect

1. Le mésenchyme se comportait déjà ainsi par places dans l'expansion membraneuse de la queue.

rappelle un peu celui des cellules araignées, et que les contours du noyau sont difficiles à voir. Celui-ci, ovalaire, pâle, faiblement granuleux, mesure en moyenne de 8 à 12 μ, et remplit presque complètement le corps cellulaire proprement dit, autour duquel rayonnent les prolongements minces, bien limités, et formés d'une substance vaguement granulo-striée prenant peu le carmin. Quelques cellules ramifiées aussi, mais semblables à de petites plaquettes et avec des noyaux plus larges, doivent, d'après ce que nous avons vu plus haut, appartenir à la couche limitante (*cr'*).

J'ai retrouvé des cellules du réseau analogues, mais moins nombreuses, chez de jeunes saumons âgés de près d'un an. Mais sur des truites déjà adultes, longues de 20 centimètres et plus, le réseau est tout différent. Si les mailles, très irrégulières de forme et de taille (fig. 24), sont toujours constituées par des lamelles et de minces travées entrecroisées (quelquefois à peine 1 μ d'épaisseur), on ne trouve plus trace de noyaux dans les points nodaux. Travées et lamelles sont d'ailleurs réfringentes et n'ont ni la striation des fibres conjonctives ni le granulé des cellules, mais cet état intermédiaire, qu'à défaut d'autre, définit assez bien le mot de granulo-strié (körnig-streifig), si bien que W. Müller, auquel j'emprunte ce mot, et qui nous a laissé de la rate des Téléostéens une excellente description, considère le réseau comme formé d'une substance intercellulaire disposée en fibres et en membranes[1]. M. Phisalix en a donné de bons dessins chez l'anguille, où la forme lamelleuse domine. Les Sélaciens nous montreront comment ce réseau définitif sans apparence de cellules dérive du réseau cellulaire primitif. Sur les truites de 20 centimètres, la capsule, quoique très résistante, était encore excessivement mince (moins de 3 μ) et ne montrait pas de disposition fibrillaire bien nette. On sait que, généralement peu épaisse, elle est uniquement constituée, chez les poissons adultes, par des fibres lamineuses, mêlées à quelques fibres élastiques, et réunies par une substance vaguement granuleuse.

Vaisseaux — Au point où nous avons quitté la rate embryonnaire, elle ne contenait aucune artère, mais seulement un certain nombre de veinules à paroi constituée uniquement par l'endothélium; je les ai peu suivies au delà. Vers le milieu du stade N le

1. W. Müller, *Ueber den feineren Bau der Milz*, p. 10 : « *eine feinkörnige hie und da fädige Intercellularsubstanz...* »; et plus loin, p. 16 : « *eine Zwischensubstanz... die erscheint als ein Netz zarter Fäden und Membranen.* »

calibre des plus grosses est très régulier et leurs cellules endothéliales forment une couche continue à noyaux orientés dans le sens de la direction du vaisseau. C'est bien plus tard qu'elles acquièrent une paroi conjonctive, toujours très mince. Vers la même époque pour la première fois, j'ai noté de petites branches se détachant de l'artère sus-intestinale pour pénétrer dans le tissu splénique. Tous les vaisseaux sont du reste relativement plus petits et plus perdus dans les tissus qu'aux stades précédents, et il devient moins facile de les suivre. C'est seulement pendant le stade O, cinq à six semaines après l'éclosion, que l'artère pancréatico-splénique est facile à reconnaître; longeant le bord adhérent de la rate, elle envoie dans son intérieur des branches très petites qui ne tardent pas à s'y perdre. Elles mesurent à peine 8 μ de diamètre, à leur origine; l'artère pancréatico-splénique en a 12 à 15, tandis que la veine correspondante en a 50 à 60.

C'est beaucoup plus tard aussi qu'elles acquièrent les épaisses gaines conjonctives qui les caractérisent; gaines qui sont loin d'être aussi développées chez la truite que chez le congre ou l'anguille par exemple. On sait que les capillaires artériels vont s'ouvrir chez l'adulte dans les mailles du réseau; d'après leur développement tardif il est probable que les artères s'accroissent à l'aide de pointes, de cellules vaso-formatives qui viennent rejoindre les cavités vasculaires déjà formées dans la rate, et se creusent ensuite. Je n'ai vu au hile de la rate aucun vaisseau lymphatique, à l'époque où les deux autres ordres de vaisseaux existent déjà.

Evolution des éléments libres de la pulpe. — A partir de la poussée de noyaux d'origine dont nous avons été témoins, les éléments libres de la rate sont constitués comme chez l'adulte. Je signale de suite pour en finir deux dernières modifications qui surviennent dans le cours du stade O : c'est d'abord la diminution énorme dans le nombre des figures karyokinétiques, qui disparaissent à peu près complètement; c'est enfin l'apparition de cellules assez volumineuses contenant les unes de fines gouttelettes réfringentes (leucocytes de Semmer), les autres des grains de pigment. Ces dernières, très rares chez la jeune truite, augmentent de nombre avec l'âge et tendent à se grouper. D'autre part, le sang envahissant de plus en plus l'organe, s'y répand en plages irrégulières (pulpe rouge) et tend à en respecter certaines autres (pulpe blanche) qui restent des points de prolifération.

Dans les dissociations entreprises à partir du stade O, les éléments libres se présentent très nombreux et sont faciles à étudier. La figure 23, pl. II, représente leurs différentes variétés prises sur une jeune truite qui vient de perdre sa vésicule : *cs*, *cs'*, sont des éléments primitifs non modifiés, *l* est un leucocyte à noyau quadripartit, enfin *no*, *no'*, des noyaux d'origine. Ceux-ci dominent, deviennent l'élément caractéristique du tissu, aussi je m'y arrêterai un instant. Ils sont plus réguliers que n'étaient les premiers, à peu près sphériques, le noyau est un peu plus gros (entre 6 et 8 μ), mais le corps cellulaire est réduit à une couche mince souvent inférieure à 1/2 μ (n'excédant pas 2 μ), d'une substance homogène et prenant très fortement le carmin, qui semble n'être quelquefois qu'une membrane nucléaire épaisse. Presque toujours pourtant elle se renfle en un ou plusieurs points, formant autant de petites calottes sombres qui coiffent le noyau, granulé mais moins coloré. Il en résulte qu'en le faisant rouler, il change continuellement d'aspect, paraît tantôt nu, tantôt entouré d'un petit corps presque complet, suivant que ces épaississements sont cachés ou vus en coupe optique.

Parmi les noyaux d'origine, on en trouve quelques-uns, relativement peu nombreux, dont les caractères sont un peu différents. Ce sont des noyaux sur lesquels le protoplasma, un peu plus abondant, se ramasse en un point, plus souvent en deux points diamétralement opposés, leur formant un ou deux petits chapeaux coniques. Sur ceux où cette disposition est le plus accentuée, ces amas protoplasmiques se teignent un peu moins vivement par le carmin, quelques-uns même d'une nuance légèrement orangée. (Fig. 23, *no"*.) Il n'est pas rare que, dans ce dernier cas, le corps cellulaire ne soit un peu plus développé et n'entoure manifestement tout le noyau. Enfin, et sans qu'il soit possible d'établir une limite nette entre ces formes, tellement il y a d'intermédiaires, on arrive à des éléments à corps complètement rebelle au carmin, franchement colorés en jaune, moins réfringents, et vaguement granuleux, d'une forme ovoïde un peu aplatie, plus ou moins régulière, et mesurant 10 à 15 μ dans leur grand diamètre (*hb*, *hb'*). Leur noyau, un peu plus petit que celui des noyaux d'origine, contient un plus grand nombre de granulations, il tranche moins sur le corps environnant; sur les uns il prend encore une teinte rosée, sur d'autres il reste jaunâtre comme celui des hématies, qui s'en distinguent seulement

par leur taille, leur forme plus aplatie, leur résistance absolue à l'action du carmin. Tout porte à reconnaître dans ces cellules, les hématoblastes (au sens de MM. Hayem, Pouchet, etc.) intermédiaires entre les noyaux d'origine et les hématies, et analogues à ceux qu'a signalés M. Phisalix chez les Sélaciens. Si tel est l'aspect des hématoblastes et noyaux d'origine, après dissociation de la rate dans le liquide de Müller, on peut déjà sur l'alevin peu âgé, en dilacérant et écrasant l'organe pris sur le vivant, sans addition de liquide ou dans une goutte de sérum, retrouver en assez grand nombre les mêmes éléments. Les noyaux d'origine, dominants, roulent dans la préparation ; au bout d'un certain temps, on peut distinguer autour soit un petit corps complet, soit une calotte de protoplasma très réfringente ; on n'y remarque pas de mouvements amiboïdes. Quelques-uns sont jaunâtres, déjà imprégnés d'hémoglobine, et prennent la forme des hématoblastes précédemment décrits. Enfin on voit en outre un grand nombre d'hématies, et de plus rares noyaux simples ou lobés entourés d'un corps plus considérable, finement granuleux, appartenant à des leucocytes.

J'ai décrit ici tous ces éléments de passage sur une truite déjà un peu âgée, venant de perdre sa vésicule, parce qu'ils sont plus abondants et qu'on peut contrôler les dissociations par l'observation sur le vivant, mais on les retrouve bien au delà. Nous avons vu quelques hématoblastes apparaître dans le tissu après l'éclosion ; sur les coupes on en voyait quelques-uns (et aussi des hématies jeunes dont il est peu facile de distinguer les plus âgés d'entre eux), à l'époque où les noyaux d'origine ont fait leur apparition en masse (milieu du stade N, huit à quinze jours après l'éclosion). Les hématies apparaissent sur ces coupes, un peu déformées, homogènes, jaunâtres, à noyau petit, et ne prenant plus le carmin (fig. 11 et 12, *h*). On voit par places dans les mailles, mêlés aux groupes de noyaux d'origine et à des formes de transition, des hématoblastes se rapprochant plus ou moins par l'aspect de leur corps, leur forme et leur coloration, des hématies, mais possédant un noyau bien coloré (*hb*).

Depuis l'époque de la perte de la vésicule, les éléments libres ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'ils sont chez l'adulte ; je ne les suivrai donc pas plus loin.

IV. — *Modifications du sang depuis l'apparition de la rate, et sa régénération après saignée.*

Nous venons de voir que, dès l'origine, du tissu splénique des éléments se sont détachés pour tomber dans le sang veineux ; j'ai omis jusqu'ici de les y suivre, me réservant de reprendre l'étude du sang au point où je l'avais laissée, c'est-à-dire vers l'époque de l'éclosion, pour examiner les modifications qui pourraient y être apportées par la formation d'un organe réputé hématopoiétique [1].

Nous avons suivi depuis l'origine l'évolution des premières hématies, et vu comment, par degrés, elles arrivaient à cet état de sénilité, à cette sorte de dégénérescence hémoglobique, qui caractérise l'hématie de l'adulte. Mais, issues en grande majorité au moins des cellules de la masse intermédiaire, elles avaient jusqu'ici vieilli toutes en bloc, devenant, après un certain nombre de divisions, et à mesure qu'augmentait leur richesse en hémoglobine, de moins en moins capables de se reproduire; à tel point que les figures karyokinétiques y sont maintenant exceptionnelles. Au moment où la truite éclôt, où la respiration devient plus active, tandis que le volume du corps augmente rapidement, il était vraisemblable que ces hématies vieilles seraient insuffisantes, et qu'il deviendrait

1. L'alevin est déjà assez maniable, et le sang assez abondant pour qu'on puisse le recueillir directement et l'examiner par les procédés habituels. Un des réactifs qui m'ont donné les meilleurs résultats est l'acide osmique concentré. M. Pouchet a montré comment il saisit et fixe admirablement dans leur forme les globules sanguins et permet, quand on le remplace immédiatement par le picro-carmin, de bien voir aussi le noyau, qui se gonfle en se colorant. Le gonflement a pourtant le désavantage d'en masquer certains détails de structure interne, notamment le réticulum quand il existe : les figures de division sont moins bien définies. Aussi, je n'ai pas cru devoir m'en tenir à l'emploi d'un seul réactif, et j'ai contrôlé les résultats donnés par l'examen dans le sérum faible ou sans liquide additionnel, par l'emploi de l'acide osmique, du liquide A de Hayem (eau 200, chlorure sodium 1, sulfate soude 5, sublimé 0,50), et l'examen des coupes. Une goutte de vert de méthyle formique, déposée au bord de la lamelle dans une préparation examinée sans liquide additionnel, m'a donné également de bons résultats pour la structure des noyaux et la recherche des figures de division. Pour chaque examen, une jeune truite bien vivante a été placée sur une bande de papier à filtrer, la queue, essuyée pour se débarrasser du mucus, est tranchée net d'un coup de ciseau, et la section du tronc immédiatement agitée dans une goutte du réactif tout préparé sur une lame. Dans l'examen du sang pur, une lamelle est, suivant le procédé ordinaire (Hayem), fixée à la paraffine sur la lame, la section du tronc mise au contact de l'un des bords, et le sang, rapidement attiré dans l'espace capillaire ainsi formé et préalablement mis au point, peut être examiné à sa sortie même du vaisseau. Toutes les observations ont été faites avec les objectifs 10 homog. Verick ou Zeiss (apert. 1,40).

nécessaire pour le sang d'avoir d'autres sources de rajeunissement; c'est en effet ce qui arrive.

Nous avons déjà depuis longtemps trouvé dans le sang un très petit nombre de formes jeunes, semblables aux hématies primitives, et qui venaient à l'origine des cardinales; des formes analogues, mais mieux différenciées, se présentent de plus en plus nombreuses chez l'alevin; nous allons d'abord les étudier dans le sang, et chercher ensuite d'où elles viennent; l'étude du tissu splénique le laisse déjà soupçonner, leur richesse relative dans les différents vaisseaux à l'état normal et après saignée, nous donnera des renseignements plus précis.

Examinant d'abord le sang de jeunes truites écloses depuis quelques jours, nous y retrouvons les variétés d'hématies déjà signalées un peu avant l'éclosion; mais les formes jeunes et adultes sont beaucoup plus fréquentes et vont en augmentant encore de nombre à partir de ce moment. Les divisions étant très rares, cette seule constatation pourrait déjà conduire à admettre un autre mode de renouvellement; de plus, les hématies jeunes des stades précédents étaient de préférence très petites et à petits noyaux, résultant de fractionnements répétés; maintenant au contraire, on en trouve un assez grand nombre de très allongées, plus grandes que les hématies vieilles, à noyau gros, nettement granuleux et bien limité. qui ne sauraient provenir de ces fractionnements.

Voici du reste la description des éléments du sang après l'éclosion d'après des examens répétés.

Les *hématies vieilles* dominent, très plates, à corps discoïde ou un peu allongé, pâle, se décolorant, se plissant et se crénelant rapidement dans le sérum ambré, contenant souvent une ou plusieurs petites gouttelettes réfringentes claires et incolores; le noyau n'apparait que comme une tache centrale plus sombre, sans contour net, d'aspect presque homogène; ce contour se précise pourtant un peu à la longue. Dans le sang pur, elles se montrent d'une plasticité et d'une élasticité remarquables, quand, entraînées par les courants, elles ont quelque obstacle à contourner; elles pâlissent assez rapidement par dissolution de l'hémoglobine, et des plis apparaissent sur les bords. Ajoute-t-on sous la lamelle une goutte de vert de méthyle formique, le corps achève de se décolorer, se limite par un contour net, le noyau apparaît petit, régulièrement arrondi et non mûriforme, comme chez le Triton après même traitement; il se

colore moins vivement que le réseau de nucléine des cellules voisines; il semble formé d'une masse verte homogène ou creusée de lacunes irrégulières incolores, comme s'il était constitué par les travées d'un réseau fortement gonflées et en train de se fusionner.

Après fixation à l'acide osmique concentré et coloration au picrocarmin, le corps est bien fixé dans sa forme, d'un jaune brunâtre; le noyau souvent un peu irrégulier se colore faiblement en rose, paraît très vaguement granuleux.

Les *hématies adultes*, bien plus rares, souvent un peu moins larges, s'en distinguent dans le sérum par leur corps un peu plus épais, un peu plus foncé, se décolorant moins rapidement, leur noyau plus petit, régulièrement arrondi, limité par un contour net. Dans les préparations par l'acide osmique, on les retrouve moins plates que les autres, souvent même bombées et plus colorées, leur noyau plus petit est d'un rose plus foncé.

Les *hématies jeunes*, petites, globuleuses ou ovoïdes, que nous avions vues provenir des divisions indirectes, sont très rares. Dans le sérum, elles paraissent vu leur épaisseur très foncées en hémoglobine; le noyau petit, granuleux, d'abord masqué, n'apparaît qu'au bout d'un certain temps et très nettement limité (fig. 21, *h'*). En revanche on trouve un certain nombre de globules rouges à noyau plus gros et plus colorable que ceux que nous avons considérés comme adultes, à corps vaguement granuleux, qui sont évidemment aussi des formes jeunes (hématies jeunes par transformation hématoblastique). Ils sont souvent lenticulaires, de tailles très variées, quelques-uns très allongés et dépassant dans leur grand diamètre les hématies vieilles; leur teinte est assez pâle. On les retrouve facilement dans les préparations fixées où leur noyau fortement coloré les met en évidence, et où leur corps prend encore quelquefois une légère teinte carminée.

Les *leucocytes* sont peu abondants et ont leurs caractères normaux : aspect réfringent et reflet gris argenté, mouvements amiboïdes, pas de noyau apparent dans le sang pur; corps finement granuleux après fixation, limité par une ligne mince irrégulière. Le noyau, généralement plurilobé [1], apparait nettement par le

1. Les petits leucocytes à noyaux ronds et à corps réduits, finement granuleux (leucoblastes de Löwit), m'ont paru très rares.

vert de méthyle formique, il paraît souvent formé par des pelotons de filaments étirés; les plus petits d'entre eux se distinguent mal des noyaux d'origine.

Outre ces cellules on rencontre toujours, mais plus ou moins nombreux suivant les individus, un certain nombre d'éléments qui m'ont paru être l'origine des hématies nouvelles et qui, analogues à ceux trouvés dans la rate, répondent assez exactement par leurs caractères, les plus petits au noyau d'origine de M. Pouchet, les plus gros aux hématoblastes de M. Hayem, aux plaquettes à noyaux de Bizzozero (**8**), Eberth (**15**), Mondino (**47**), etc. Ils sont du reste assez difficiles à classer, offrant une série de formes de transition, et très différents d'aspect et de taille à un même degré de leur évolution, je veux dire au moment où ils commencent à se teinter d'hémoglobine.

Les plus simples répondent au noyau d'origine type; ils sont encore assez rares, entourés d'une petite zone protoplasmique homogène réfringente, bien limitée; dans le sang pur ils ne subissent d'abord pas de modifications appréciables. Après traitement par l'acide osmique et le picro-carmin, le noyau se gonfle, se colore en rose en masse, quelquefois un nucléole apparaît; le corps se colorant aussi, la limite est peu nette entre lui et le noyau. Après le liquide A, ce noyau est au contraire granuleux; après le vert de méthyle formique il montre un vague réticulum (très beau dans les mêmes conditions chez les Sélaciens). D'autres, pourvus d'un corps cellulaire plus volumineux, toujours réfringent et homogène, souvent allongé, en grain de riz, s'en distinguent par la rapidité avec laquelle, dans le sang pur, ils se couvrent de petites pointes courtes, et par places d'une sorte d'exsudat incolore assez analogue aux gouttelettes sarcodiques; rarement ils sont assez nombreux pour former de petits groupes, autour desquels viennent s'entasser les hématies; mais toujours ils ont tendance à adhérer à la lamelle, et ne se laissent guère entraîner par les courants. A ce caractère on reconnaîtra facilement les hématoblastes. Pourtant ce stade, où ils sont si adhérents et si déformables, paraît être pour eux une période de transition assez fugitive; en effet, dans un grand nombre de cellules incolores ayant la même forme, on aperçoit assez nettement dans le sérum, et mieux encore après fixation par l'acide osmique, un contour limité par une ligne nette, fine chez les uns, épaisse

chez les autres, comme s'il y avait différenciation d'un exoplasme (fig. 16, 20 et 21, Pl. II, *hb"*)[1].

En dernier lieu, je signalerai la présence de cellules moins nombreuses, qui représentent des hématoblastes en train de s'imprégner d'hémoglobine et de se transformer en hématies. Elles présentent encore, dans le sérum, une certaine tendance à adhérer au verre, se distinguent des précédentes par un corps cellulaire plus large, atteignant ou à peu près la taille des hématies jeunes, réfringent, vaguement granuleux, comme nuageux, une ligne limitante plus marquée et plus épaisse. Après fixation à l'acide osmique et coloration, il se teint en rose pur ou plus ou moins mêlé à la couleur jaune brun de l'hémoglobine. Il est toujours délicat d'affirmer qu'une forme dérive d'une autre quand on ne peut voir la transformation s'opérer sous ses yeux; pourtant, en m'appuyant sur l'ensemble des faits exposés dans ce mémoire, et sur les travaux antérieurs, je crois pouvoir établir une filiation entre toutes ces formes, depuis le noyau d'origine jusqu'à l'hématie vieille.

1. Enfin l'on trouve, dans le sang pur et après addition de sérum, un certain nombre d'éléments singuliers, à petit noyau, autour duquel apparaît à distance un contour fin, formant auréole, et séparé de lui par un liquide clair où s'agitent un petit nombre de granules réfringents animés de vifs mouvements browniens (fig. 21, *al*). Je n'y puis voir que des formes d'altération; en effet je ne les ai jamais trouvés dans les préparations bien fixées à l'acide osmique ou au liquide A, tandis que je les rencontrais quand, par suite d'une fausse manœuvre, la fixation avait été retardée ou manquée. Dans le sérum ambré et dans le sang, ils sont peu nombreux dans les premiers moments de l'observation, mais de plus en plus à mesure qu'elle se prolonge; souvent ils n'occupent qu'une région de la préparation, où les hématies sont également en voie d'altération rapide. Enfin j'ai vu quelquefois certaines formes d'hématies jeunes, mais surtout les éléments de transition décrits en dernier lieu et limités par une ligne nette, se gonfler sous mes yeux, et les granules d'abord en repos, se mettre en mouvement sous l'action du liquide pénétrant par endosmose. L'hémogobline dissoute, venue des hématies décolorées, finissait par les teinter légèrement. J'insiste sur ce point, parce que dans un travail récent s'étendant à l'ensemble des vertébrés, et traitant à la fois de l'origine et de la structure des éléments du sang, des glandes lymphatiques et vasculaires sanguines (*Arch. de zool. expér.*, 1879, p. 1 à 85), M. Cuénot a pu observer des faits analogues, mais qu'il interprète d'une tout autre façon, et dont il fait la base d'une théorie sur le développement des hématies. Pour lui, ces modifications (gonflement, granules à mouvements browniens) représenteraient la transformation des noyaux issus de la rate en hématies, s'accomplissant en quelques instants sous la lamelle, devant les yeux de l'observateur. « Il suffit de prendre une goutte de sang, en quelque partie du corps que ce soit, de l'étendre sur une lamelle qu'on lute ensuite afin de l'examiner à un fort grossissement, pour suivre, phase par phase, toutes leurs transformations. » (Cuénot, *Études sur le sang,... loc. cit.*) Pour les raisons que je viens de donner, je ne puis partager l'opinion de M. Cuénot. Je ferai remarquer du reste, que les auteurs qui ont le plus étudié le sang sont unanimes à reconnaître l'excessive vulnérabilité de ses globules, et particulièrement des hématoblastes, dès leur sortie des vaisseaux. Enfin, nous verrons que la régénération du sang après saignée exige de longs jours, et dans les conditions où l'admet M. Cuénot, quelques heures suffiraient.

D'où viennent ces éléments? Nous en avons vu de semblables en formation dans le tissu splénique, mais il importe de joindre à cette constatation l'examen du sang dans les différents vaisseaux. Il n'a pu être fait ici, bien entendu, vu la petitesse des sujets, que sur des coupes en série, où, grâce à l'inclusion à la paraffine et au collage des rubans à l'eau albuminée, les globules du sang son restés en place.

Nous avons vu, au moment de la première grande poussée de noyaux d'origine dans la rate, les veinules spléniques gorgées quelquefois de ces noyaux, mêlés à des leucocytes, à des hématoblastes et à des hématies jeunes moins abondantes. La veine sous-intestinale, où se déversent ces veinules, en contient naturellement un grand nombre mélangées à des hématies vieilles; dans la veine porte où le sang venant de la rate est dilué par celui de la majorité des viscères, leur fréquence diminue encore, pourtant ces formes y sont toujours en beaucoup plus grande proportion que dans le sang de l'aorte ou du cœur, et j'ai pu quelquefois en compter 1 sur 50 globules. La figure 22, pl. II, les représente.

A partir de ce moment, j'ai toujours observé dans le système porte, mais surtout dans la veine pancréatico-splénique dès sa formation, la même richesse exceptionnelle de formes jeunes parmi lesquelles dominaient les noyaux d'origine en voie de transformation, et en seconde ligne les leucocytes à noyaux lobés. Tandis que ceux-ci ne sortent guère de la rate que sous leur forme adulte, les futurs globules rouges s'échappent de préférence sous une forme très voisine du noyau d'origine ou à l'état d'hématoblastes, et achèvent leur évolution dans le sang.

Une autre région du système circulatoire contient aussi constamment un excès de globules du sang en voie de formation, et particulièrement d'hématies jeunes, elle est comme précédemment formée par les veines cardinales, et particulièrement les veinules affluentes, sortant du tissu d'aspect lymphoïde qui, à partir de l'éclosion, se développe dans cette région [1].

1. J'ai déjà appelé l'attention sur ce fait que l'on ne cessait d'y trouver, depuis leur formation aux dépens de la masse intermédiaire, des éléments jeunes, tenant le milieu par leurs caractères entre les premiers globules sanguins dérivés de cette masse et les noyaux d'origine. Ils se rapprochent de plus en plus de ceux-ci à mesure que vieillit l'embryon, ils restent pourtant assez généralement plus gros, et pourvus d'un petit corps un peu plus considérable que les noyaux d'origine venant de la rate. Ils sont assez rares avant l'éclosion, et ensuite pendant à peu près tout le stade N, bien moins nombreux que dans la veine sous-intestinale; il est donc peu

Régénération du sang après saignée. — Il m'a paru intéressant de soumettre ces résultats au contrôle de l'expérience, en provoquant par des saignées la régénération du sang sur les mêmes Truites jeunes, venant à peine d'éclore.

De premiers essais m'avaient en effet montré que l'alevin résiste très bien à une saignée à blanc. Non seulement il y a survie, mais le développement continue, aussi rapide, à peu de chose près, que sur les témoins. Le procédé employé a été le suivant. Sur l'animal au repos, mais laissé en liberté dans un cristallisoir, la queue est sectionnée d'un brusque coup de ciseau, immédiatement en avant de la nageoire caudale. La perte de sang est considérable, surtout si l'on a soin, pendant quelques minutes, de passer un pinceau fin sur la plaie, pour empêcher le caillot de se former. La truite paraît d'abord très affaiblie, reste couchée sur le côté, et fait de fréquents mouvements respiratoires, mais au bout de quelques heures elle a déjà recouvré en partie son agilité. Sur la vésicule vitelline où un riche réseau vasculaire se dessinait en rouge, visible à l'œil nu, on n'aperçoit plus maintenant que la veine principale, à peine rosée. Au microscope, on retrouve le réseau où les hématies se suivent très clairsemées, alors qu'avant elles remplissaient les vaisseaux.

Un lot de soixante alevins, éclos de sept à huit jours, et arrivés

douteux qu'à ce moment la rate ne joue le principal rôle dans l'hématopoièse. Mais, au stade suivant, j'ai été frappé par la quantité d'hématies formées dans le tissu sous-vertébral, qui paraît, vu surtout son grand développement, prendre à partir de ce moment le pas sur la rate. Je n'ai pas suivi en détail l'évolution de ce tissu, ce qui m'entraînait hors de mon sujet. Je dirai pourtant, que, à peine indiqué à l'époque de l'éclosion, il subit bientôt un rapide accroissement et se différencie aux dépens de tout le mésenchyme qui reste entre les tubuli du rein, l'aorte et les cardinales. Au stade O, la formation d'hématies y paraît de toute évidence. Je prendrai pour type une jeune truite qui, ayant fait un assez long séjour dans le mélange chromo-acétique, avait des hématies vieilles à noyau absolument rebelle au carmin, tandis que celui des jeunes et des formes intermédiaires avaient conservé pour lui beaucoup d'affinité, d'où une grande facilité pour les compter. Le tissu d'aspect lymphoïde est bourré de gros noyaux d'origine, et de cellules à corps plus considérable, mais ayant le même noyau sphérique, quelques-unes, rares, un noyau en bissac. Ces éléments remplissent les mailles d'un réticulum moins serré que celui de la rate, et où naissent de larges veinules sinueuses, richement ramifiées, limitées par un simple endothélium, qui, après un court trajet, se jettent dans les cardinales. Elles contiennent, outre un certain nombre de noyaux d'origine, beaucoup plus d'hématies jeunes à noyaux bien colorés que de vieilles. Les cardinales en renferment une proportion moins grande (une sur 16) et l'aorte moitié moins que celle-ci. Ces chiffres mettent en lumière le rôle de l'organe intra-rénal, et paraissent devoir faire reléguer à partir de ce moment la rate au second rang seulement dans la fabrication des globules rouges. Il y aurait entre les deux organes cette légère différence, à savoir que les hématies ne sortent guère du rein qu'après avoir terminé leur évolution, tandis qu'elles quittent la rate à un état beaucoup moins avancé. Je rappelle combien ces observations concordent avec celles de Ziegler (16) et d'Emery (68). Voy. page 359.

au stade où la rate commençait à donner la première grande poussée de noyaux d'origine, où le tissu, dit lymphoïde, du rein était en voie de développement, a été saigné de cette façon : la régénération du sang a eu lieu en moins d'un mois. Toutes les six heures pendant le premier jour, quotidiennement jusqu'au quatrième, à des intervalles plus éloignés ensuite, quatre sujets ont été sacrifiés, et le sang examiné pur ou à l'aide des différents réactifs usuels (sérum iodé faible, suivi ou non de vert de méthyle formique, liquide A de Hayem, acide osmique concentré). Quelques-uns ont été fixés, débités en coupes en série, la rate et le rein examinés, et le nombre de globules des différentes variétés comptés dans l'aorte, les cardinales, et la veine porte, toutes les fois que cela était possible. On ne peut malheureusement songer, vu la faible quantité de sang, à des numérations exactes; aussi je ne signalerai que les variations les plus considérables, et constantes malgré les différences individuelles.

Le premier phénomène qui frappe, après la saignée, est (fait bien connu chez l'adulte) l'augmentation considérable dans le nombre proportionnel des leucocytes à noyau lobé; elle existe sur quelques sujets dès la sixième heure, elle est presque constante à la vingt-quatrième. Cette proportion augmente et se maintient pendant les quatre premiers jours environ, puis diminue lentement; au bout de 15 à 18 jours on revient à peu près au chiffre normal. On trouve (2e au 4e jour) jusqu'à 15 et 20 leucocytes sur 300 hématies vieilles, alors que sur des témoins non saignés, il n'y en a que 1 à 2. Dans le sang de la veine porte, ils représentent près de la moitié des globules contenus; dans les veinules de la rate on les trouve presque seuls, mélangés à des éléments analogues, mais à noyau arrondi. Je rappelle que ce sont les deux formes sous lesquelles les premiers éléments libres s'échappaient de l'organe. De véritables noyaux d'origine sont au contraire rares dans ces veinules, alors qu'ils dominent chez les témoins. Il y a donc une sorte de retour en arrière, une tendance du tissu splénique à fournir à la circulation un grand nombre d'éléments libres, mais d'éléments arrêtés au premier stade de leur évolution. Dans les cardinales, les leucocytes étaient moins abondants que dans la veine porte, mais plus que dans l'aorte.

Le second point qui attire l'attention est l'augmentation dans le nombre des formes nouvelles : noyaux d'origine, hématoblastes,

hématies jeunes et intermédiaires. Elle est d'abord moins marquée que celle des leucocytes, mais elle persiste beaucoup plus longtemps, et s'accentue de plus en plus à partir du 5e et 6e jour; elle est exagérée dans la veine porte, mais surtout dans les veines cardinales. Du 14e au 18e jour, ces formes constituent à elles seules la moitié ou à peu près du nombre total des éléments figurés dans le sang de l'aorte et dans celui recueilli par section de la queue. Comme les jeunes globules rouges y prédominent, le sang paraît alors essentiellement peuplé par deux variétés très différentes d'hématies. Les unes sont les vieilles, restées après la saignée; les autres représentent toute une génération nouvelle de jeunes, analogues à celles que nous avions déjà trouvées à l'état normal, mais qui étaient rares [1].

Du 18e au 22e jour, ces formes deviennent les plus nombreuses, mais un grand nombre d'entre elles atteignent l'état adulte, et les deux variétés de globules rouges arrivent à former une série continue. Au 28e et 30e jour, la distinction devient encore plus difficile, et le sang peut être considéré comme régénéré. Du reste, sur la vésicule, les vaisseaux ont à peu près repris leur coloration primitive.

Un dernier fait m'a paru digne de remarque. On trouve très facilement ici des hématoblastes répondant strictement à la définition de M. Hayem [2]. Ces hématoblastes (stricto sensu) étaient particulièrement nombreux du 4e au 6e jour, puis de moins en moins abondants, bientôt rares, et, semble-t-il, jamais en assez grand nombre pour que toutes les hématies nouvelles aient pu passer par cet état. Toujours, en outre, j'ai trouvé un grand nombre de petites formes qui semblaient représenter des transitions directes du noyau d'origine à l'hématie, qui possédaient déjà les caractères de celle-

1. Elles se distinguent des vieilles (généralement 12-14 μ) par leur petite taille, très variable d'ailleurs (7-12 μ), leur moindre richesse en hémoglobine, leur forme lenticulaire, souvent allongée, leur corps un peu vaguement granuleux et prenant encore légèrement le carmin, un noyau plus gros (5 1/2 à 7 μ au lieu de 4 à 5), sphérique ou ovoïde, bien colorable. Le vert de méthyle y montre plus ou moins nettement un gros filament de nucléine, très foncé, plutôt en peloton qu'en réseau, alors que le noyau des hématies vieilles se colore presque en masse, mais moins fortement. On y trouve quelques figures karyokinétiques.

2. Ils montrent, notamment après fixation par le liquide A, un corps allongé, en grain de riz, un peu aplati, sombre et homogène, avec quelquefois un granule brillant vers les pôles, un noyau allongé aussi, de contour peu marqué, avec des granulations orientées en traînées longitudinales (filament de nucléine). J'ai toujours vu des formes à caractères moins accentués, à noyau plus arrondi, à corps réduit et court, qui m'ont paru intermédiaires entre eux et les noyaux d'origine.

ci, mais dont le corps était réduit à un simple épaississement annulaire de 1 à 2 μ de saillie, quelquefois un peu plus marqué aux deux pôles, en calotte. Il paraît donc probable que la forme d'hématoblaste bien spécialisée, telle que la comprend M. Hayem, ne soit pas un stade nécessaire (au moins chez le jeune) de la néoformation d'hématies, et que, dans certains cas, la transformation du noyau d'origine en hématie (mise en doute par lui du reste) puisse être plus directe et plus rapide.

Dans une autre expérience, ne portant que sur 4 individus accompagnés de 2 témoins, j'ai voulu remonter plus loin. Les embryons ont été éclos artificiellement et saignés seize jours avant les premières éclosions spontanées, au commencement du stade M, le jour même où l'on pouvait apercevoir la première ébauche de l'épaississement splénique. Ils ont été sacrifiés au bout de un et trois jours. Chez tous était déjà augmenté le nombre des hématies jeunes, mais surtout celui des éléments incolores à noyau simple ou lobé. Sur la paroi de la veine sous-intestinale, au niveau de l'éminence splénique, plus renflée que chez les témoins, et sur la paroi des cardinales, il y avait une prolifération considérable de ces éléments. Cette prolifération était plus marquée, selon les sujets, tantôt sur l'un, tantôt sur l'autre de ces points. D'autre part, le nombre des hématies en karyokinèse était point ou très peu augmenté (1 sur 5 à 600 environ).

Enfin, dans des séries d'essai, ayant fait deux à trois saignées abondantes à un ou deux jours d'intervalle (sur des alevins éclos de deux à six jours), j'ai vu la truite succomber dans une sorte de leucocytose déja signalée sur les poissons adultes dans des conditions analogues par M. Balbiani, puis Bizzozero. Les cellules incolores à noyau lobé, ou plus souvent arrondi, constituaient presque la moitié des globules du sang. La rate, ne contenant ni vaisseaux, ni hématies, alors que les témoins y montraient déjà de petites veines, était réduite à un épaississement allongé, mal limité, de la paroi veineuse en plein bourgeonnement, et contre laquelle les éléments incolores étaient empilés comme des boulets. La régénération commençait donc comme d'ordinaire par la mise en liberté en très grand nombre de ces éléments, à noyau rond, assez semblables aux globules blancs, et qu'avec les premières cellules errantes dans le sang j'appellerais volontiers *cellules sanguines primitives*, puis de *leucocytes* à noyau lobé, en dérivant. Mais tandis que, dans les

premiers cas, ce n'était là que le prélude de la régénération, dans les derniers elle n'a pu aller plus loin, vu l'état d'affaiblissement de l'animal.

Je crois pouvoir conclure de ces expériences que, dès la fin de la période embryonnaire, la régénération du sang a lieu essentiellement, non par division des hématies persistantes (ou d'une façon tout à fait insensible), mais aux dépens d'éléments nouveaux empruntés aux tissus des organes hématopoiétique (rate et rein) dès leur apparition, comme ils avaient été empruntés au début, chez l'embryon plus jeune, à certains groupes cellulaires dérivés du mésenchyme (masse intermédiaire), ou à la paroi de vaisseaux déjà formés (cœur, cardinales, etc.). La transformation des cellules sanguines primitives, puis des noyaux d'origine qui en dérivent, en leucocytes et en hématies, déjà démontrée (pour les noyaux d'origine) par M. Pouchet, et aussi sous un autre nom (érythroblastes) par Löwit et Denys, déjà vue par M. Phisalix chez l'embryon (Sélaciens), me paraît recevoir de ces recherches une nouvelle confirmation, quoique je ne prétende aborder ici la question du sang que d'une façon tout à fait accessoire, et presque uniquement dans ses rapports avec le tissu splénique. (*A suivre.*)

Explication des planches X et XI.

Toutes les figures histologiques ont été dessinées à la chambre claire; les grossissements en diamètre sont indiqués par des chiffres, et par une échelle sur la planche. L'objectif à immersion homogène 10 Verick a été le plus souvent employé pour les détails de structure, objectif à immersion Zeiss (Apert. 1, 40 Oc. 12) pour quelques-uns (Pl. III).

PLANCHE X.
Développement général de la rate chez la truite (fig. 1 à 7) et chez l'acanthias (fig. 8 à 11).

Lettres communes à toutes les figures.

ai, artère sus-intestinale;
Ao, aorte;
asi, art. sous-intestinale;
asp, art. splénique;
AV, art. vitelline;
Ca, veines cardinales;
ch, canal cholédoque;
comb, canal ombilical;
du, duodénum;
E, estomac;
ei, épithélium intestinal;
F, foie;
gs, veine gastro-splénique;
I, intestin;
mes, mésentère;
P, *P'*, pancréas;
pa, canal pancréatique;
ps, veine pancréatico-splénique;
py, pylore;
R, rate;
SI, veine sous-intestinale;
sI, veine sus-intestinale;
vb, vésicule biliaire;
vn, vessie natatoire;
VP, veine porte;
VV, veine vitelline.

FIG. 1. — *La circulation chez l'embryon de truite immédiatement avant l'apparition de la rate (début du stade M).* — *C*, cœur; *Ao*, aorte; *rc*, rein céphalique; *np*, nageoire pectorale; *ac*, artère caudale. — La circulation intestinale est représentée par une artère cœliaco-

mésentérique (*cm*) dont la branche terminale, l'artère sus intestinale (*ai*), longe le bord supérieur de l'intestin, est renforcée en *aa*, *aa'* par 2 artères anales, et se continue à plein canal au niveau de l'anus avec la veine sous-intestinale (*SI*). Celle-ci, décrivant un tour de spire autour de l'intestin, reçoit au point (*) où va apparaître la rate, une veine sus-intestinale (*sI*), une veine gastro-splénique (*gs*), et devenant veine porte (*VP*), se ramifie dans le foie (*F*) et de là sur la vésicule ombilicale (*V*). — Grossi 15 fois environ.

Fig. 2. — *Tube digestif d'une truite qui vient d'éclore, disséqué sous la loupe et isolé après fixation aux vapeurs osmiques.* — La rate (*R*) se montre comme une crête transparente saillante en arrière de la région duodénale marquée par l'abouchement du canal cholédoque (*ch*). — Grossi 30 fois environ.

Fig. 3. — *Portion du tube digestif d'un embryon de truite entrant dans le stade M*, examiné par transparence dans le sérum iodé faible. (Oc. 1. Obj. 2 Verick, camera.) La rate (*R*) est un simple épaississement de la paroi de la veine sous-intestinale (*SI*), au point où celle-ci croise le bord supérieur de l'intestin.

Fig. 4. — *Portion moyenne du tube digestif d'une truite plus âgée, éclose depuis trois semaines (fin du stade N).* — L'estomac (*E*) et le duodénum commencent à se couder; la rate (*R*) adhère par son extrémité antérieure au sommet de la grande courbure stomacale en voie de formation.

Fig. 5. — *Tube digestif de la truite courbé en S, au stade O.* — L'estomac et le duodénum tous deux coudés ont été écartés l'un de l'autre; *py*, pylore; *ap*, appendices pyloriques en voie de développement; *F*, foie; *ch*, canal cholédoque; *pa*, canal pancréatique; *R*, la rate, renversée, ayant abandonné l'intestin pour se rapprocher de l'estomac.

Fig. 6. — *Tube digestif de jeune truite de cinq à six mois ayant perdu sa vésicule.* — On en voit en *V* le reste réduit à un filament; *ap*, appendices pyloriques bien développés; *R*, rate, occupant sa position définitive, et séparée de l'estomac par un amas pancréatique : *P'*.

Fig. 7 (*demi-schématique*). *Positions successives de la rate chez la truite et développement de ses veines.* — *A*, première ébauche de la rate accolée à la veine sous-intestinale (*SI*) et à la veine gastro-splénique (*gs*). En *B*, *C*, *D*, *E*, elle se détache progressivement de la sous-intestinale, fait avec elle un angle de plus en plus ouvert en pivotant autour de son extrémité postérieure; puis en *E* s'en éloigne complètement pendant que se forme le tronc pancréatico-splénique (*ps*).

Fig. 8. — *Positions successives de la rate et développement des veines chez l'acanthias.* — La courbure stomacale, absente en *A*, se forme sur *B*, *C*, *D* et vient se coiffer de la rate qu'elle repousse en arrière. La veine sous-intestinale (*SI*) et son affluent splénique (*ps*), la veine pancréatico-splénique, sont prédominants dans les premiers stades (*A*); la veine sus-intestinale et son affluent splénique (*gs*) gastro-splénique, le deviennent dans les derniers (*C*, *D*).

Fig. 9. — *Embryon d'acanthias de 31 millimètres, examiné vivant.* — Un volet a été enlevé dans la paroi abdominale et permet de voir les viscères. La courbure de l'estomac (*E*) commence à être indiquée; le lobe gauche du foie a été relevé pour permettre de voir au-dessous la rate (*R*) et une partie du pancréas (*P*).

Fig. 10. — *Fœtus d'acanthias de 19 centimètres injecté (grandeur naturelle).* — La cavité abdominale est ouverte, les viscères écartés vers le côté droit pour les étaler. La rate (*R*) coiffe la courbure stomacale, et sa corne droite s'enfonce entre la branche pylorique de l'estomac et l'intestin valvulé, *I*. On voit en pointillé la veine splénique principale (gastro-splénique, *gs*) cachée derrière l'organe, et aboutissant à la sus-intestinale, en trait plein, la splénique accessoire (*ps*) ou pancréatico-splénique, allant se jeter dans la sous-intestinale.

Fig. 11. — *Rate d'un fœtus d'acanthias de 15 centimètres vue par la face convexe*, pour montrer les incisions irrégulières qui la sillonnent (*in*); *cd*, corne droite; *cg*, corne gauche.

Planche XI.

Développement du tissu splénique et des globules du sang chez la truite.

Toutes les coupes appartiennent à des séries à la paraffine, faites sur des embryons fixés au mélange chromo-acétique, colorés au carmin boracique, sauf 3, 3 *bis* et 9, qui proviennent de fixations au liqu. de Fol, coloration à l'hématoxyline.

Lettres communes à toutes les figures.

ai, artère sus-intestinale;
cr, *cr'*, cellules de réticulum;
cs, cellules mères des éléments libres;
e, espaces primitifs;
ei, épithélium intestinal;
en, endothélium vasculaire;
ep, épithélium péritonéal;
fp, fente péritonéale (arrière-cavité des épiploons);
h, *h'*, hématies;

hj, hématie jeune;
hb, *hb'*, *hb"*, hématoblastes;
I, intestin;
k, karyokinèses;
mi, mésenchyme intestinal;
mp, mésentère primitif;
mg, mésogastre;
n, noyau;
no, noyau d'origine;
l, leucocyte à noyau lobé;
P, pancréas;
R, rate;
SI, veine sous-intestinale;
sI, veine sus-intestinale;
v, lacunes veineuses primitives et veinules spléniques.

Les figures 1 à 4 sont dessinées à la chambre claire à un grossissement de 180 diamètres (Verick. Oc. 1. obj. 4); toutes les autres à un grossissement de 714 diamètres (Verick, Oc. 1. obj. 10 à immers. homog.). Une portion du micromètre objectif dessiné dans les mêmes conditions a été reproduite au bas de la planche pour servir d'échelle.

Les Fig. 1 à 4 représentent des coupes transversales de la rate embryonnaire au niveau de sa partie postérieure, aux différentes phases de son évolution (les fig. 2 *bis* et 3, seules, passent à travers la partie antérieure du même organe).

Fig. 1, à la fin du stade *M*. immédiatement avant la différenciation du tissu splénique (la veine sous-intestinale, *SI*, limitée par un simple endothélium, est creusée au milieu d'un épaississement du mésenchyme intestinal, *mi*);

Fig. 2, 2 *bis*, au moment de la différenciation de l'éminence splénique (stade *M*); correspondent à peu près aux figures de la planche I; l'endothélium de la veine sous-intestinale n'existe plus qu'au côté proximal; le mésenchyme qui forme sa paroi distale est en train de se différencier en tissu splénique (*R*);

Fig. 3, 3 *bis*, au moment de la formation des premières veinules de la rate sur une truite éclose depuis un jour;

Fig. 4, au moment de la première poussée de noyaux d'origine (*no*) (alevin d'une semaine).

Fig. 5. — *Portion de la paroi distale de la veine sous-intestinale*, prise sur une coupe voisine de celle représentée fig. 2, et fortement grossie: *ep*, épithélium péritonéal: *cr*, cellules de mésenchyme ordonnées en réseau et saillantes dans le calibre de la veine; *el*, mailles libres de ce réseau, les éléments contenus s'étant détachés; *cs*, ces derniers éléments en place.

Fig. 6. — *Coupe transversale partielle de l'éminence splénique au stade M'*, montrant le tissu splénique en voie de différenciation (2e phase). Une partie des cellules, anastomosées en réseau, entourent des espaces clairs (*e*), futures mailles de la pulpe. En *e*, la cellule remplissant la maille (un peu trop foncée sur le dessin) possède déjà un noyau lobé; en *e'* elle commence à se détacher.

Fig. 7, — *Coupe transversale partielle de l'éminence splénique un peu plus jeune* (*stade M*). Le mésenchyme y est simplement ordonné en réseau avec cellules emprisonnées dans les mailles.

Fig. 8. — *Fragment de coupe pris sur le même individu que la fig. 6*. Un des espaces primitifs *e"*, formé par retrait d'une cellule contenue dans une maille du réseau, est entré en communication avec la veine sous-intestinale (*SI*).

Fig. 9. — *Coupe transversale complète de la rate d'une truite éclose depuis un jour*, et montrant la formation des veinules spléniques, *v*, *v*, par mise en communication des espaces libres primitifs de la phase précédente, *e*, *e'*, *e"*. Les cellules du réticulum, *cr*, qui limitent ces espaces, représentent encore en beaucoup de points la paroi primitive des veinules; dans d'autres, *en*, elles tendent à s'aplatir, et à s'unir plus étroitement entre elles pour former un véritable revêtement endothélial; *n*, *n'*, noyaux en train de se lober ou de subir une division directe complète.

Fig. 10, 11 et 12. — *Fragments de coupe de rate, pris sur le même individu que la fig. 4*; au moment où chaque élément remplissant une des mailles du réseau primitif, au lieu de s'échapper à l'état de cellule à noyau lobé, donne naissance à plusieurs cellules filles à corps protoplasmique très réduit : noyaux d'origine (*no*), dont quelques-uns (*hb*) se transforment déjà sur place en hématoblastes.

Fig. 13 à 15. — *Globules du sang embryonnaire* dessinés sur les coupes dans les vaisseaux après fixation au liquide de Fol, coloration à l'hématoxyline. — Fig. 13, premières hématies issues de la masse intermédiaire au stade K, avec deux formes en karyokinèse (*k*, *k'*). — Fig. 14, globules du sang au stade L; *h*, *h*, *h*, hématies; *k*, hématie en karyokinèse; *c*, *c*, *c*, éléments de formation récente dans les veines cardinales; ils ont conservé les caractères des hématies du stade précédent, mais sont plus petits, leur corps très finement granuleux est coloré par l'hématoxyline. — Fig. 15, globules du sang au stade M; *h*, *h*, *h*, hématies; *l*, leucocyte; *c*, *c*, *c*, éléments de formation récente dans les cardinales.

Fig. 16. — *Sang d'un alevin éclos de huit à dix jours*, fixation à l'acide osmique concentré. coloration au picro-carmin; *hb*, hématoblastes; *hb''*, hématoblaste plus âgé; *hj*, hématie jeune; *h*, *h*, hématies.

Fig. 17 à 19. — *Les mêmes globules du sang dessinés à l'état vivant* ou dans le sérum très faiblement iodé : — Fig. 17, au stade K; *h*, *h'*, hématies; *l*, leucocyte en marche. — Fig. 18, stade L; *l*, petit leucocyte, tous les autres sont des hématies. — Fig. 19, hématies: *a*, vue de profil; *b*, *c*, *c'*, petites formes très réfringentes où le noyau d'abord invisible (*c*) apparait à la longue dans le sérum (*c'*).

Fig. 20 et 21. — *Sang d'un alevin récemment éclos* observé dans le sérum iodé faible; *al*, formes en voie d'altération.

Fig. 22. — *Sang de la veine porte dessiné sur des coupes d'alevin récemment éclos*, abondance des formes de transition.

Fig. 23. — *Dissociation de la rate d'une jeune truite de quatre mois, ayant perdu sa vésicule* : *cr*, cellules du réseau; *cs*, cellules contenues dan sles mailles, non modifiées; les autres sous forme de noyaux d'origine, hématoblastes, hématies et leucocytes. Fixation dans le liquide de Muller.

Fig. 24. — *Portion de réticulum de la rate chez une truite adulte*, après fixation au liquide de Muller et secouage des coupes. Réseau formé de cellules modifiées dont les noyaux ont disparu.

DE QUELQUES PARTICULARITÉS DE LA DURE-MÈRE

Par le Dr TROLARD,
Professeur d'anatomie à l'École de médecine d'Alger.

I. De la faux du cerveau considérée comme ligament suspenseur de l'encéphale. — II. Du prolongement nasal de la dure-mère. — III. Des tentes des lobes olfactifs. — IV. Un cas de double dure-mère.

I. — De la faux du cerveau considérée comme ligament suspenseur de l'encéphale. — La faux du cerveau a pour usages de tendre la tente du cervelet et de s'opposer à la compression que les hémisphères cérébraux exercent l'un sur l'autre dans l'inclinaison latérale de la tête. Tel serait, d'après nos auteurs classiques, le seul rôle attribué à la cloison de la dure-mère.

A mon avis, son rôle serait plus étendu; et c'est grâce à elle que la masse cérébrale — dont le poids moyen est de 600 grammes environ pour chacun des hémisphères — serait soutenue, suspendue en quelque sorte, de façon que les régions de la base n'aient pas à subir la charge des régions situées au-dessus. Il en serait de même du cervelet, qui ne serait pas abandonné à son propre poids dans sa loge ostéo-fibreuse.

Comme ce n'est que par l'intermédiaire de la pie-mère que la cloison fibreuse peut suspendre l'encéphale, quelques mots sur cette membrane sont nécessaires, au préalable.

Sans avoir avec la pulpe du cerveau et du cervelet l'étroite connexité qu'elle a avec le tissu de la moelle, dont elle fait en quelque sorte partie, la pie-mère a cependant de nombreuses surfaces de contact avec cette pulpe. Indépendamment du feuillet qui recouvre toute la périphérie de l'organe, elle envoie dans les scissures et dans les sillons des prolongements composés de deux lames; tout cela représente une surface considérable. De plus, partant de la face profonde du feuillet superficiel et du bord libre des cloisons,

s'enfoncent dans l'épaisseur du tissu nerveux de nombreuses expansions fibreuses accompagnant les artérioles et les veinules. Ces vaisseaux, avec leur gaine celluleuse, constituent pour ainsi dire les racines, le chevelu de la méninge interne.

Dans le cerveau, non seulement la pie-mère enveloppe complètement cet organe, dont elle recouvre les trois faces et dont elle remplit les sillons; mais il faut remarquer qu'en revêtant le lobule de l'insula, elle pénètre profondément vers le centre de l'hémisphère.

Les cavités cérébrales sont aussi, comme on sait, revêtues par la pie-mère. Sous le trigone, celle-ci acquiert une épaisseur et une consistance notables (toile choroïdienne), se continuant sur les côtés avec l'épendyme, s'étendant, par conséquent, jusque sur la paroi externe des ventricules latéraux. Au centre de l'hémisphère, les invaginations ventriculaire et insulaire sont donc très peu séparées.

Parmi les feuillets qui s'insinuent profondément dans les sillons, je mentionnerai celui qui s'enfonce dans le sinus du corps calleux et celui qui tapisse la scissure calcarine. Ce dernier, qui est très dense et se tend fortement sous le doigt lorsqu'on énuclée la substance nerveuse, va s'attacher à la charpente fibreuse lamellaire du confluent postérieur.

On voit que pour n'être pas contenu dans des mailles aussi complètes que celles qui sont fournies à la moelle par la pie-mère et la névroglie, le tissu nerveux de l'encéphale n'en est pas moins renfermé dans de nombreux et solides enclavements de pie-mère.

Ceci posé, nous allons voir comment les cloisons de la pie-mère sont attachées à la faux; commençons par le cerveau.

Pour sa partie convexe, les points d'attache ont lieu tout le long du bord supérieur de l'hémisphère, par l'adhérence intime de la pie-mère à la faux, dans presque toute l'étendue de l'angle latéral extérieur du sinus longitudinal supérieur. Cette adhérence se montre d'abord au niveau de l'embouchure des 10 à 12 troncs veineux et au niveau des lacs sanguins; puis, dans l'intervalle des veines et des lacs, elle se fait par les corpuscules de Pacchioni, lesquels, à partir d'un certain âge, forment une traînée le plus souvent ininterrompue depuis le bregma jusqu'à la protubérance occipitale interne.

Par quel mécanisme agissent les corpuscules de Pacchioni pour déterminer l'adhérence des deux membranes? Le corpuscule, qui provient du tissu cellulaire sous-arachnoïdien et qui a pris ensuite

racine sur la pie-mère, entraîne celle-ci avec lui dans son mouvement vers la dure-mère. Parvenu sur cette dernière, il s'insinue à travers une des mailles que présentent les nombreuses travées fibreuses de l'angle latéral du sinus. Une fois emprisonné, il se renfle en massue à son extrémité libre, constituant ainsi un véritable *rivet*, que l'on ne peut plus sortir de sa loge — ou plutôt du col fibreux qui l'enserre, — qu'au prix d'un certain effort. Je reviendrai plus au long et plus en détails sur ce mécanisme, dans un travail ultérieur.

Quel que soit, du reste, le mécanisme de sa formation, le fait anatomique n'en existe pas moins; et on ne peut nier que ce ne soit grâce aux granulations que la pie-mère se trouve être soudée à la dure-mère. L'adhérence est telle que, lorsque sur une préparation de la faux du cerveau (préparation dite du panier) on incise la dure-mère en dehors des bords de l'anse osseuse, la masse cérébrale ne bouge pas. Vient-on à sectionner les veines et les lacs sanguins? il y a un commencement de réclinaison de l'hémisphère; mais le mouvement est bien plus prononcé aussitôt qu'on a coupé ou arraché les granulations. Si, au préalable, on a détruit les adhérences de la face interne de l'hémisphère, — adhérences dont je vais m'occuper, — l'expérience est encore bien plus probante.

Il n'est pas inutile, je crois, de faire remarquer que les corpuscules de Pacchioni sont surtout nombreux et fournis dans les deux tiers postérieurs de la marge supérieure de l'hémisphère. Cela s'explique par la raison que le plus gros volume est en arrière, et que la partie antérieure de la masse cérébrale est suffisamment soutenue par le bord saillant de la petite aile du sphénoïde.

Une objection se présente tout naturellement. L'enfant n'a pas ou n'a que peu de granulations. Son cerveau est donc bien moins suspendu que celui de l'adulte; je répondrai à cette objection dans le travail ultérieur dont j'ai parlé plus haut.

Chez l'adulte, la pie-mère de la convexité cérébrale est donc fixée, et d'une façon solide, à la base de la faux du cerveau, par les veines cérébrales, les lacs sanguins, et surtout par les granulations de Pacchioni, lesquelles ont peut-être d'autres usages, mais assurément jouent le rôle que je viens d'indiquer.

Voyons maintenant les moyens de suspension de la face interne de l'hémisphère.

Celle-ci est maintenue par ses parties moyenne et inférieure.

Partie moyenne. — On peut considérer comme constante une ouverture qui se trouve dans la faux du cerveau, à l'union de son tiers antérieur avec ses deux tiers postérieurs; elle manque si rarement que l'on peut la considérer comme telle. Cette fenêtre est grillagée, c'est-à-dire coupée par des filaments qui s'entrecroisent dans tous les sens. Plus ou moins arrondie, plutôt ovalaire, elle n'a jamais moins d'un centimètre de diamètre; elle est souvent plus considérable et a jusqu'à deux et même trois centimètres. Il en existe fréquemment plusieurs; elles sont alors plus petites.

Cette ouverture est mentionnée par la plupart des anatomistes; mais ils n'ont pas, que je sache du moins, indiqué ses usages. Elle doit cependant servir à quelque chose; tout fait anatomique, si petit qu'il soit, si insignifiant qu'il paraisse, a sa raison d'être.

C'est par cette fenêtre, en effet, que la pie-mère de la portion moyenne de la face interne cérébrale — surtout la lame qui pénètre dans la portion horizontale du sillon calloso-marginal — adhère à la faux du cerveau. L'adhérence se fait par le même mécanisme que celui indiqué plus haut, c'est-à-dire que ce sont les granulations sous-arachnoïdales qui s'enfoncent dans les mailles du grillage de la fenêtre, remplissant là, comme à la base de la faux du cerveau, l'office de rivets. Lorsque les mailles sont grandes, les rivets vont de la pie-mère d'un côté à celle de l'autre côté et soudent les deux feuillets l'un à l'autre. Ceux-ci ainsi accolés reposent à cheval sur une bride fibreuse, soutiennent par conséquent la circonvolution correspondante et, par suite, celles qui sont voisines. L'adhérence des deux feuillets est si grande dans certains cas, qu'on ne peut les séparer qu'en entamant la substance nerveuse; c'est peut-être ce cas qui a fait croire à la fusion des circonvolutions d'un côté à l'autre.

Indépendamment de ces attaches par une large surface, il y en a très souvent d'autres plus petites, qui se montrent par points isolés et qui se produisent également par le même mécanisme, c'est-à-dire par les granulations.

La suspension de la portion moyenne de la face interne de l'hémisphère est donc réalisée par la disposition que je viens de décrire; c'est surtout la longue et profonde lame pie-mérienne du sillon calloso-marginal qui est fixée à la faux du cerveau.

Partie inférieure. — Comment est soutenue la partie inférieure de la face interne, celle qui est située immédiatement au-dessus du corps calleux?

Sur la coupe du panier, quand on enlève avec soin tout l'hémisphère d'un côté, il est facile de constater que le bord inférieur de la faux n'est pas entièrement libre; mais que de ce bord part un plus ou moins grand nombre de filaments fibreux, lesquels vont en s'effilant se perdre et se fixer en bas sur la pie-mère, principalement sur la lame du ventricule du corps calleux.

Cette disposition existe sur tout le long du bord tranchant de la faux; elle manque cependant assez souvent ou est moins accusée sur la partie occupée par le sinus longitudinal inférieur. En avant, elle est des plus manifestes, et se présente fréquemment sous la forme de dentelures comparables à celles du ligament dentelé de la moelle, et dont les pointes, comme celles de ce dernier, sont dirigées vers la pie-mère.

Quand on veut se rendre compte de l'action de la faux comme ligament suspenseur, il suffit de la tirailler en haut à l'aide d'une pince, pour voir se tendre les cordages qui en émanent et la circonvolution du corps calleux se soulever. Lorsque l'on extrait le cerveau de sa boîte osseuse, on détruit le plus habituellement ces cordages et leurs attaches; c'est ce qui explique pourquoi cette disposition a passé inaperçue jusqu'à ce jour.

Là ne se borne pas le rôle suspensif de la faux; elle suspend également la pie-mère qui vient des ventricules et les lames qui proviennent des sillons de la partie postérieure de l'hémisphère, notamment des scissures calcarine et perpendiculaire interne.

La toile choroïdienne, en arrière, se dirige de haut en bas et d'avant en arrière; puis, elle se relève de façon à former une gouttière ouverte en haut et qui reçoit dans sa concavité le bourrelet du corps calleux. Elle est très dense et très épaisse à ce niveau, et peut être divisée en plusieurs feuillets; les anatomistes en admettent deux : un supérieur et un inférieur.

Le feuillet supérieur, qui contient dans son épaiseur les veines de Galien ou leur tronc commun, reçoit sur les côtés les lames pie-mériennes des scissures calcarine et perpendiculaire interne. Puis, il va s'attacher, en dehors de l'embouchure des veines ventriculaires, au bord libre de la faux du cerveau et d'une partie de la petite circonférence de la tente cérébelleuse. L'adhérence est intime, et il faut un certain effort pour la détruire.

Non seulement la faux et une partie de la tente du cervelet, laquelle n'est qu'une expansion de la première, réalisent la suspen-

sion du cerveau par les adhérences solides que je viens d'indiquer; mais encore elles parviennent au même but pour le cervelet par un procédé différent toutefois.

Les lames de pie-mère qui viennent du cervelet et de la base du cerveau forment en se réunissant un angle dièdre ouvert en dehors et en arrière, et dont l'arête correspond au sillon qui correspond à l'isthme de l'encéphale.

La base de la faux et le bord libre de la tente cérébelleuse s'appliquent exactement dans le fond de cet angle. Elles soulèvent ou plutôt maintiennent fixe le plan supérieur de l'angle, et par suite immobilisent le plan inférieur, c'est-à-dire celui qui vient du cervelet. J'ajouterai qu'il n'est pas rare de rencontrer çà et là quelques filets fibreux allant de la circonférence de la tente au fond de l'angle pie-mérien de l'isthme.

Le cervelet possède un autre appareil de suspension. Lorsque le feuillet inférieur, ou plutôt le plan inférieur du conglomérat fibreux qui existe au niveau du confluent postérieur, arrive au niveau de l'extrémité antérieure du vermis supérieur, il adhère à la pie-mère cérébelleuse, soulevée là par un paquet de tissu cellulaire sous-arachnoïdien. Puis, les deux membranes confondues vont se fixer sur la faux du cerveau, en bas et en arrière de l'embouchure des veines ventriculaires, un peu sur la base du sinus droit. Ce moyen de fixité est des plus faciles à constater; et son importance est telle que lorsqu'on le déchire, le cervelet s'affaise.

Telles sont les dispositions anatomiques qui me semblent justifier le rôle que je crois devoir attribuer à la faux du cerveau comme organe de suspension.

N'est-il pas assez inexplicable qu'un organe aussi important, aussi volumineux et d'une texture aussi délicate que l'encéphale soit pour ainsi dire abandonné à son propre poids, bien qu'il soit contenu dans une boîte résistante et s'appliquant exactement sur lui, mais pas d'une façon immédiate toutefois. N'y a-t-il pas là une lacune? et cette lacune, l'ai-je comblée? A défaut d'autres appareils de fixité ou de suspension qui seront peut-être découverts plus tard, je crois que ceux que je viens de décrire pourront tout au moins entrer en ligne de compte.

Le cerveau et le cervelet ont, comme je le démontrerai plus tard, d'autres moyens de suspension, ou plutôt ce sont les mêmes moyens, c'est-à-dire les granulations de Pacchioni; ils sont seule-

ment situés sur d'autres points que la faux du cerveau. J'ai dû me borner aujourd'hui à signaler ceux qui sont en connexité avec ce repli de la dure-mère.

Dans nos classiques français et dans les dictionnaires, je n'ai trouvé aucune indication bibliographique relative à ce sujet. Si ces faits anatomiques ont été reconnus et publiés, ma communication n'aura alors d'autre mérite que de les avoir tirés de l'oubli. Si non, je serai heureux d'avoir été le premier à appeler sur eux l'attention des anatomistes.

II. — Du prolongement nasal de la dure-mère. — Tous les auteurs considèrent la coque fibreuse qui tapisse la cavité orbitaire comme une dépendance, un prolongement de la dure-mère. Sappey a toutefois fait ses réserves, et insisté pour qu'au point de vue de leur structure les deux membranes soient distinguées l'une de l'autre. Que cette différence de structure existe, cela n'est pas niable; mais le fait de la continuité des deux membranes n'en subsiste pas moins; et ce n'est pas, je crois, commettre une erreur anatomique que de voir dans l'aponévrose orbitaire un prolongement de la dure-mère.

C'est en me plaçant à ce point de vue que je regarde la pituitaire comme étant le prolongement de la méninge. Dans l'appareil de l'olfaction, la pituitaire présente aussi une structure différente de celle de la dure-mère; mais il n'y a pas moins continuité des deux charpentes fibreuses, ainsi que je vais le montrer.

De chaque côté de l'apophyse crista-galli, il existe, sur la lame horizontale de l'ethmoïde, un certain nombre d'orifices que leurs dimensions relatives ont fait distinguer en grands et en petits. Les grands sont disposés en deux séries longitudinales, situées l'une sur le côté interne, l'autre sur le côté externe de la lame. Pour les auteurs ils seraient, dans chacune des séries, au nombre de six à huit; à mon avis, ils seraient moins nombreux; cinq serait un maximum.

Les autres orifices arrondis que présente l'os à l'état sec sont en quantité plus considérable : une trentaine environ. Ce sont eux qui criblent la lame de l'ethmoïde, et lui donnent cet aspect particulier qui lui a valu son nom de lame criblée. Ils sont situés pour la plupart entre les deux bandes des grands trous; mais on en trouve aussi dans l'intervalle de ces derniers, de chaque côté. C'est ce qui explique peut-être pourquoi les auteurs évaluent de quinze à dix-huit le chiffre des grands orifices. Mais si l'on ne comprend dans cette

catégorie que ceux qui donnent passage aux filets olfactifs, il faut, d'après mes observations tout au moins, les réduire de près de moitié.

Ce qui me paraît justifier cette opinion, c'est que lorsqu'on examine la lame criblée recouverte par la dure-mère, on ne constate pas plus d'une dizaine de ces orifices. Les canaux qui leur font suite sont évidemment plus nombreux, mais leurs ouvertures supérieures ne dépassent pas ce chiffre.

Indépendamment de ces embouchures de canaux et des autres petits orifices, on décrit une fente à direction antéro-postérieure, et qui est appliquée immédiatement sur la base de l'apophyse crista-galli. Cette fente serait destinée au passage du nerf ethmoïdal.

Il existe aussi, en dehors de la lame criblée, un petit sillon qui n'a pas encore été décrit. Il est antéro-postérieur, fait suite au trou ethmoïdal antérieur et se termine en avant à un orifice ou à une fente occupant l'angle externe du bord antérieur de la lame criblée. Sur ce petit sillon, vient se jeter à angle droit un autre sillon osseux plus ou moins long et qui vient de la voûte orbitaire.

Qu'est-ce que ce sillon? Il est destiné à recevoir le nerf ethmoïdal et l'artère qui l'accompagne. Le nerf parvenu à l'extrémité antérieure de la gouttière se divise en deux filets : l'un, externe, passe par le trou ou la fente qui termine le sillon; l'autre, interne, se place dans la partie antérieure de la fente de l'apophyse crista-galli. Quant au petit sillon orbitaire, il reçoit le rameau méningé de l'artère ethmoïdale.

On voit donc que la fente dite ethmoïdale ne livre passage qu'à un filet nerveux extrêmement délicat. En admettant même que le nerf ethmoïdal s'y loge tout entier, il y a une disproportion énorme d'une part, entre cette fente, dont la longueur atteint quelquefois plus de la moitié de base de l'apophyse et dont la largeur, dans certains cas, va jusqu'à admettre l'extrémité du manche d'un petit scalpel; d'une autre part, entre le nerf qui, même accompagné de son artère, se contente du trou ethmoïdal antérieur pour déboucher au niveau de la lame criblée.

Si donc, d'un côté, il n'y a qu'une dizaine de filets olfactifs pour une quarantaine d'orifices arrondis ou ovalaires ; et si, d'un autre côté, il n'y a qu'un maigre filet nerveux pour une aussi grande fente, ces orifices et cette fente doivent livrer passage à d'autres éléments. Ces éléments ne sont autres que des prolongements de la dure-mère. Que deviennent ces prolongements?

Les tractus qui traversent les petits trous, la fente dite ethmoïdale et la fente ethmoïdo-frontale externe, quand celle-ci existe, se réunissent entre eux au-dessous de la lame criblée, et se joignent aux gaines fibreuses des nerfs olfactifs, formant ainsi une membrane épaisse qui va se continuer de la façon la plus manifeste avec la pituitaire.

Le prolongement le plus considérable est, naturellement, celui qui passe à travers la fente ethmoïdale. De ce côté, la continuité a lieu d'une seule pièce. Pour le côté externe des fosses nasales, il n'y a pas de lame de cette dimension; quelquefois cependant, quand la fente ethmoïdo-frontale existe (celle qui est au bout du sillon ethmoïdal décrit plus haut), il y a une expansion notable. Mais les filaments qui traversent les petits orifices et qui sont en très grand nombre, comme on l'a vu, sont en quantité suffisante pour constituer une lame complète au-dessous de la lame criblée.

Quand on veut se rendre compte de la disposition que je viens de décrire, il faut d'abord faire sauter la lame criblée d'un côté, un peu en dehors de l'apophyse crista-galli. Rien de plus facile alors que de constater la large expansion de la dure-mère à travers la fente ethmoïdale et la continuité directe de la méninge avec la pituitaire de la cloison. Pour voir la continuité avec la pituitaire externe, il faut enlever l'apophyse et détruire de dedans en dehors la lame criblée. La continuité est aussi facile à constater que dans le premier cas. Sur des pièces ramollies à l'acide, la démonstration se fait en quelques minutes.

On peut donc considérer la pituitaire comme étant un prolongement de la dure-mère, la continuité s'établissant par une surface au moins aussi large que celle qui existe, au niveau du trou optique, pour l'aponévrose orbitaire.

III. — Tentes des lobes olfactifs. — Je saisis l'occasion qui m'est fournie par les deux communications précédentes pour signaler, en passant, une disposition anatomique dont l'importance n'aurait pas mérité une communication spéciale. Elle n'est toutefois pas à dédaigner absolument, car elle a pour but de protéger une partie des lobes olfactifs.

Il s'agit, là aussi, d'une expansion de la partie de dure-mère qui tapisse l'apophyse crista-galli, c'est-à-dire de la faux du cerveau. Cette expansion, sous la forme d'un feuillet transversal, va de

l'apophyse au rebord du frontal qui limite en dehors la fosse olfactive. Ce feuillet forme ainsi la voûte d'une petite cavité, dont le plancher est la lame criblée; la paroi interne, l'apophyse crista-galli; et la paroi externe, le rebord du frontal. Sa profondeur, très variable, peut aller jusqu'à 3 et même 4 millimètres.

Elle loge la partie la plus antérieure du lobe olfactif, qui se trouve ainsi être protégée par cette *tente* placée au-dessus d'elle.

Cette petite tente est constante, avec un développement plus ou moins considérable, ainsi que je l'ai dit. Elle ne fait défaut que lorsque l'apophyse crista-galli est déjetée d'un côté, ce qui arrive fréquemment, et alors la tente existe du côté opposé; ou lorsque cette apophyse présente sur ses deux faces deux renflements saillants en dehors; dans ce cas, il existe une voûte osseuse qui rend inutile la tente fibreuse.

Fosse olfactive. — Au sujet de la fosse olfactive, j'ajouterai qu'en arrière, c'est-à-dire au niveau du bord postérieur de la lame criblée, elle est limitée par un repli falciforme, à concavité antérieure, de la dure-mère. Il y a là un petit ressaut fibreux qui correspond au collet du lobe; celui-ci est donc encastré en quelque sorte dans une loge bien délimitée.

Puisque je suis dans cette région, deux mots sur l'insertion de la faux du cerveau dans le trou borgne.

Cette insertion se fait par un renflement qui remplit une cavité osseuse d'égal volume. Du milieu de ce renflement, se détache une languette qui, en s'effilant, va s'attacher au fond d'un conduit osseux également effilé et qui se termine en cul-de-sac.

Suivant quelques auteurs, la languette contiendrait une veine, prolongement du sinus longitudinal supérieur et qui irait aux fosses nasales ou qui en viendrait. Mais l'existence de ce vaisseau est loin, bien loin d'être démontrée. Depuis bien des années, je la cherche en vain; et il n'y a guère que Sperino qui, malgré ses nombreuses dissections, en ait vu un cas et l'ait décrit. La veine du *Porus cranio-nasalis* n'est évidemment qu'une rare, très rare exception.

Prolongement labyrinthique de la dure-mère. — Ce prolongement n'est pas douteux, tout au moins au niveau du vestibule. Je ne le signale que pour mémoire, au point de vue de l'analogie avec les prolongements orbitaire et nasal.

Seulement, ici, il n'y a pas d'expansions fibreuses spéciales. Il

n'y a que celles qui accompagnent le nerf auditif au fond du conduit interne et les vaisseaux qui pénètrent par l'aqueduc du vestibule et celui du limaçon.

IV. — UN CAS DE DURE-MÈRE DOUBLE. — Morel et Mathias Duval, parmi les anatomistes français, sont les seuls, je crois, qui admettent que la dure-mère peut « sur quelques points de sa partie crânienne se dédoubler en deux lames, dont l'une représente le périoste interne, et l'autre la dure-mère proprement dite ». Les partisans de l'opinion contraire sont nombreux; Sappey, entre autres, dit que cette opinion « contrôlée le scalpel à la main est indiscutable ».

Le cas que je relate ici vient à l'appui de la dualité de la dure-mère, si tant est qu'un cas isolé — car il est peut-être unique jusqu'à ce jour — puisse être invoqué en faveur d'une opinion.

Il s'agit d'un adulte. Sur toute l'étendue de la convexité cérébrale, il existe deux feuillets de dure-mère parfaitement isolés. L'interne est un peu moins épais que l'externe qui a l'épaisseur normale; il ne présente pas de gros vaisseaux comme le second, sur lequel ils ont leur disposition et leur situation normales.

Je ne puis décrire l'état des deux faces en contact, car la pièce n'a été examinée que longtemps après avoir séjourné dans un liquide conservateur. La particularité qu'elle présente n'a été reconnue qu'à ce moment; il m'est donc impossible de noter si les surfaces étaient rugueuses ou lisses. Elles ont actuellement un aspect plutôt lisse.

Le long de la marge supérieure de l'hémisphère, les deux feuillets se réunissent. Leur adhérence est très faible et la moindre traction suffit pour la déchirer. En avant, le feuillet interne s'amincit, et est extrêmement ténu à sa jonction avec l'externe.

En bas, la fusion a lieu, en avant, sur le milieu de la voûte orbitaire; en arrière, elle a lieu plus en dehors au niveau de la ligne qui sépare la base de la voûte du crâne, ou un peu au-dessus de cette ligne. L'adhérence est là plus forte qu'en haut.

Les deux feuillets ainsi réunis forment donc une cavité exactement close de tous côtés.

La disposition est identique sur les deux hémisphères.

Examiné au microscope par M. le professeur Planteau, le feuillet interne a présenté une structure absolument semblable à celle du feuillet externe : fibres lamineuses et élastiques, vaisseaux nourriciers.

En somme, le dédoublement n'existe qu'au niveau de la convexité cérébrale et sur la moitié de la face inférieure du lobe orbitaire. Elle manque précisément là où ce dédoublement est invoqué pour expliquer la formation du sinus. Contre mon attente, j'ai trouvé le feuillet interne s'arrêtant sur les côtés du sinus longitudinal supérieur; c'était pourtant le cas, pour ce feuillet, de continuer son trajet et d'aller former les parois latérales du sinus.

Le fait, tout en montrant que sur une très grande étendue, la moitié au moins, la dure-mère peut présenter deux feuillets entièrement distincts n'est donc pas absolument probant.

Aussi je n'insiste pas; et si j'ai signalé le fait, c'est surtout à titre de curiosité.

Puisque je suis sur ce point de texture de la méninge externe, je dirai cependant que son dédoublement est, pour moi, manifeste : 1° au niveau des lacs sanguins; 2° sur la tente cérébelleuse: 3° au niveau du sinus pétreux supérieur.

Dans l'étude que je prépare sur les lacs, je montrerai la formation de ces cavités aux dépens de la dure-mère, dont les deux feuillets se séparent.

Sur la tente du cervelet, rien n'est aisé, le scalpel à la main, comme d'en opérer le décollement sur presque toute son étendue. C'est ce qui explique pourquoi les veines cérébrales postérieures et les veines cérébelleuses se taillent des canaux aussi larges et aussi longs dans son épaisseur.

Quant au dédoublement qui existe au niveau du bord supérieur du rocher, rien de plus facile aussi à constater. Les parois de la veine pétreuse s'énucléent très aisément des deux feuillets dure-mériens, qui en s'accolant à elles transforment la veine en un canal béant.

Je ne crois pas que la question d'unicité ou de dualité de la dure-mère soit de nature à séparer les anatomistes en deux camps; et je ne vois pas la nécessité de la trancher de suite dans un sens ou dans un autre. Que les replis et les prolongements de la méninge soient dus seulement à une partie de la membrane ou à la membrane elle-même tout entière, cela importe peu, après tout. Ce qu'il nous importe de connaître, ce sont la situation, la forme, les rapports de ces replis ; pour le moment, nous pouvons nous contenter de cela.

COMPTES RENDUS ET ANALYSES

de travaux français et étrangers.

I. — Étude d'embryologie sur les vertébrés, l'*axolotl*, par **Fr. Houssay**. (Arch. de Zool. expérimentale et générale, 2e série, vol. VIII.)

Ce mémoire mérite à tous égards une analyse critique approfondie, car il touche à bien des questions controversées et dont la solution est d'une importance de premier ordre en embryologie comparée et en morphologie générale (gastrula, mésoblaste, corde dorsale, métamérie du corps en général et de la tête en particulier, systématisation des nerfs craniens, etc.). Nous devons pour aujourd'hui nous contenter de signaler les principales conclusions de l'auteur.

La première partie du mémoire traite : de la mécanique de la segmentation, de la gastrula, du mésoblaste et de la corde dorsale. — L'auteur conclut que l'œuf de l'axolotl n'a pas de pôle déterminé à l'avance; que la gastrula ne se forme pas par épibolie, autrement dit que l'épiblaste ne provient pas des quatre cellules supérieures initiales, mais de toutes les cellules périphériques. Il n'y a pas d'hypoblaste d'invagination, c'est-à-dire que la paroi dorsale de l intestin ne vient pas du dehors, mais s'organise sur place. La notocorde dérive du mésoblaste ; le blastopore est persistant et devient l'anus définitif.

Dans la seconde partie, consacrée à l'étude de l'origine et du développement du système nerveux périphérique, l'auteur confirme les données de Beard sur la dérivation épiblastique des racines dorsales des nerfs craniens, et décrit en outre l'état primitif des ganglions craniens comme une bande épiblastique insegmentée qui s'étend plus tard pour former le nerf latéral et la ligne latérale. En même temps que la différenciation de ce cordon se fait en arrière, l'avant se segmente pour donner les différents ganglions, et cette segmentation suit celle des autres parties de la tête. Le système nerveux central, d'abord insegmenté, présente une métamerie directe dans la moelle et l'encéphale.

Enfin dans la troisième partie, qui traite de la morphologie de la tête, l'auteur montre que les segments apparaissent en différents points et à différents moments, sans loi simple. Il existe un accord absolu entre la manière dont se divise le système nerveux central (*neurotomie*), le système nerveux périphérique (*neuromérie*), l'intestin branchial (*branchiomérie*) et le mésoderme (*mésodermérie*). Seulement, certaines parties qui, typique-

ment doivent exister, régressent ou même ne se produisent pas, de là les erreurs faciles dans les théories segmentaires de la tête. Toujours est-il que, outre les segments de la tête admis sans contestation (nasal, mandibulaire, hyoïde et branchiaux), l'auteur apporte, pour déterminer les segments réclamés par Dohrn, des arguments nouveaux : il cherche ainsi à établir un segment oculo-hypophysaire, dont la fente branchiale serait représentée par le cristallin et par l'hypophyse, un segment buccal, un segment hyomandibulaire, et enfin un segment auditif.

II. — **Franz Keibel.** *Ein sehr junges meuschliches ei.* (Description d'un œuf humain très jeune.) — Archives d'anatomie et de physiologie, partie anatomique, 1890, page 250.

Les embryons ou œufs humains des deux ou trois premières semaines sont rares; la science compte ceux décrits par Reichert (1833), Wharton Jones (1837), Breuss, Spee, His, Allen Thomson, Schwalbe et Kollmann. Quoique l'œuf étudié par Keibel présentât déjà des altérations, au moins dans ses parties centrales, l'auteur a pu y constater nettement les faits suivants : présence d'un ombilic à l'enveloppe caduque réfléchie; absence de villosités choriales aux deux pôles opposés de l'œuf; chorion (ectoderme), formé de deux couches de cellules, avec disposition plasmodiale et autres détails à rapprocher de ceux étudiés sur l'ectoplacenta dans les mémoires publiés dans le présent journal par Mathias Duval, sur le placenta du lapin. Les villosités choriales ne pénètrent pas dans des glandes utérines; présence d'une vésicule ombilicale bien constituée selon le schéma classique. C'est dans ses parois qu'apparaissent les premières formations sanguines. Il y a un conduit allantoïdien qui va jusqu'au chorion. L'amnios est de formation très précoce, précède sans doute l'embryon; le cœlome extra-embryonnaire ou cavité pleuro-péritonéale interannexielle se forme également de très bonne heure. Malgré ces dernières particularités, l'auteur se refuse à souscrire à l'hypothèse de Spee, à savoir que le développement de l'œuf humain, au début, aurait des analogies avec celui des rongeurs qui présentent le phénomène connu sous le nom d'inversion de feuillets blastodermiques.

Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. P. BRODARD.

MYOGRAPHE DYNAMOMÉTRIQUE

Par N. GRÉHANT.

(Travail fait au Laboratoire de physiologie générale de M. le professeur Rouget.)

Le myographe à ressort de M. le professeur Marey qui est employé par les physiologistes donne de beaux graphiques qui indiquent exactement les diverses phases de la contraction musculaire.

Je me suis proposé de mesurer l'effort exercé par un muscle ou par un groupe de muscles chez l'homme et chez les animaux et je n'ai eu, pour faire construire un nouvel instrument de mesure, qu'à imiter le myographe ingénieux et pratique de M. Marey en donnant au ressort des dimensions beaucoup plus grandes.

Mon appareil représenté par la figure 1 est formé d'une lame d'acier longue de 400 millimètres, large de 18 millimètres, ayant une épaisseur de 2 millimètres ; pour fixer invariablement ce ressort à l'une de ses extrémités, l'habile constructeur, M. Ducretet, a disposé sur une petite table de fonte présentant une fente et deux glissières un curseur de laiton maintenu à l'aide d'une vis et d'un écrou placés au-dessous du support ; le curseur reçoit l'extrémité du ressort qui est fixé par une plaque de cuivre et par deux vis munies de contre-écrous.

Sur le ressort dont le plan est vertical on introduit une coulisse serrée par une vis qui porte un anneau auquel on attache une corde sur laquelle doit agir l'effort exercé.

L'extrémité libre du ressort porte une autre coulisse et un levier convenablement contourné et muni d'une vis de réglage qui permet d'adapter exactement un levier et une plume pleine d'encre sur le cylindre enregistreur de M. Marey, couvert d'une feuille de papier sur laquelle on peut tracer d'abord une ligne des abscisses.

La table de fonte est fixée par des vis sur une table massive ou mieux sur une colonne de pierre scellée dans le sol.

Voici les premiers résultats que j'ai obtenus avec cet appareil : pour enregistrer et pour mesurer l'effort exercé par les muscles fléchisseurs de l'avant-bras sur le bras, le biceps et le brachial antérieur, je fais asseoir l'homme et placer la main en supination, le coude appuyé sur une table, l'avant-bras est fléchi à angle droit sur le bras, position que l'on vérifie avec une équerre; la main presse un morceau de bois cylindrique portant en son milieu une rainure et une corde qui se rend horizontalement à l'anneau du ressort, point d'application de la force; l'homme soumis à l'expé-

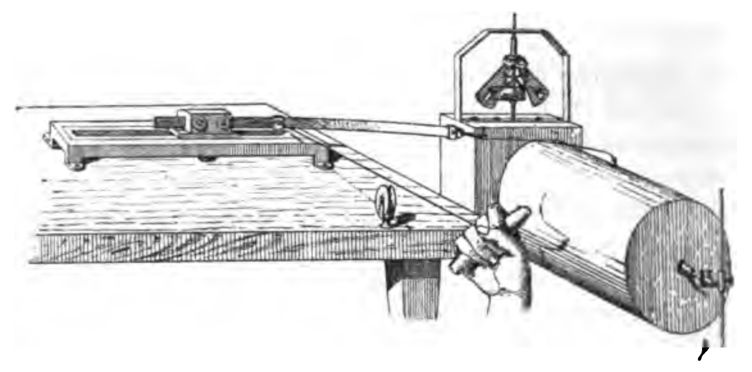


Fig. 1. — Myographe dynamométrique : traction exercée par les muscles fléchisseurs de l'avant-bras sur le bras.

rience fait contracter les muscles de la région antérieure du bras pendant cinq secondes, temps marqué par une sonnerie électrique : la plume trace une courbe qui présente un large plateau dentelé indiquant la série des contractions musculaires qui résistent à la tension du ressort.

Il faut maintenant mesurer l'effort qui a été exercé : pour cela, je fais tracer à la plume la ligne des abscisses, je détache la corde qui passe sur une poulie et se termine par un crochet auquel je suspends un poids de 5 kilogrammes; en rendant le cylindre mobile à la main, je fais tracer une ligne parallèle à la ligne des abscisses qui indique un effort de 5 kilogrammes, j'ajoute des poids de 5 kilogrammes et je trace des lignes parallèles, jusqu'à ce qu'il y en ait une qui dépasse le sommet de la courbe; en mesurant la distance des différents points de la courbe à cette dernière ligne et la dis-

tance des deux lignes parallèles, j'obtiens par une simple proportion le poids qu'il faut ajouter à un multiple de 5 kilogrammes pour obtenir l'effort exercé; j'ai obtenu chez l'homme un effort de 23 kilogrammes.

Chez une autre personne, j'ai comparé la traction produite par les muscles fléchisseurs de l'avant-bras à la traction produite par le muscle extenseur, le triceps brachial; la figure 2 représente les courbes obtenues : pour mesurer l'effort exercé par le muscle

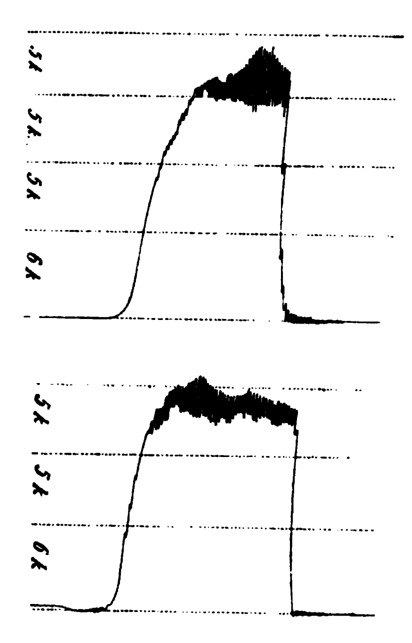


Fig. 2. — La courbe supérieure est due à la contraction des muscles fléchisseurs de l'avant-bras sur le bras; la courbe inférieure est due à la contraction du triceps brachial.

extenseur, je fais asseoir l'homme de manière qu'il tourne le dos au myographe; l'avant-bras étant fléchi à angle droit sur le bras et la main fixant la corde, je fais écarter l'avant-bras du bras, le triceps brachial produit l'extension; j'ai obtenu ainsi la seconde courbe indiquant un effort un peu moindre que celui qui a été donné par les muscles fléchisseurs, j'ai trouvé 18 kilogrammes et 15 kilogrammes; mais je me garderais bien au début de ces recherches d'affirmer que la différence est toujours dans le même sens, il est évident que les expériences doivent être répétées sur un grand nombre de personnes.

Je tiens seulement à montrer tout le parti que l'on peut tirer de ce nouvel instrument qui est applicable à des recherches faites chez l'homme et chez les animaux, dans des limites très étendues : en effet, j'ai pu en déplaçant seulement le point d'application de la force, en faisant glisser la coulisse jusqu'à l'extrémité du ressort. mesurer avec exactitude l'effort exercé par un muscle gastrocnémien d'une grenouille, muscle qui pesait seulement 11 décigrammes; la grenouille était fixée sur une planchette de liège, le nerf sciatique a été isolé et on a eu soin de ne pas blesser l'artère satellite caractérisée par son pigment noir; un fil métallique fixé au tendon d'Achille sectionné se rendait au ressort; l'excitation du nerf sectionné par une pince électrique a fait contracter le muscle et on a obtenu la courbe (fig. 3) indiquant un tétanos complet : la tension du muscle

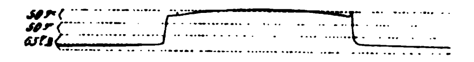


Fig. 3. — Courbe tracée par le muscle gastrocnémien d'une grenouille.

était de 25 grammes, l'effort exercé mesuré a été égal à 165 grammes. Chez le chien, pour mesurer l'effort exercé par le muscle gastrocnémien nous avons employé, M. Quinquaud et moi, un dynamomètre très simple fixé par son anneau à un point fixe et par son crochet au tendon d'Achille, le muscle gastrocnémien se contractait lorsque nous excitions le nerf sciatique coupé ; une lecture indiquait l'effort exercé; avec mon appareil, j'obtiens un tracé en fixant dans le tendon d'Achille un fil métallique se rendant au ressort et en exerçant d'abord sur le muscle une légère tension qui est mesurée sur le tracé; puis l'animal est anesthésié par le chloroforme; on lui fait respirer par une muselière de l'air qui a traversé un flacon contenant un mélange de un tiers de chloroforme et de deux tiers d'alcool (procédé de M. Quinquaud); lorsque le nerf sciatique excité a perdu sa sensibilité et ne produit plus de mouvements généraux, l'anesthésie est complète, mais le nerf a conservé la motricité, le muscle se contracte et la plume du myographe trace une courbe qui permet de mesurer l'effort exercé.

J'ai cru utile de faire connaître le myographe dynamométrique au début même des recherches pour lesquelles je l'ai fait construire, parce que je suis convaincu que ce nouvel instrument pourrait rendre de grands services aux physiologistes et aux médecins.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE LA RATE

CHEZ LES POISSONS

Par le D[r] E. LAGUESSE.

PLANCHES XII ET XIII.

(Travail du laboratoire des hautes études de M. le professeur Pouchet.)

Deuxième partie. — RATE DES SÉLACIENS.

I. — *Rapports de la rate chez l'Acanthias. — Le mésenchyme et la circulation intestinale avant son apparition.*

Après les détails dans lesquels je suis entré à propos de la Truite, et vu aussi l'existence d'un travail antérieur sur le sujet (Phisalix [1]), je pourrai être beaucoup plus bref ici, et n'insister que sur les

1. Phisalix, *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsidés*, Paris, 1885, *Arch. de Zool. exp.* Après avoir fait l'anatomie normale de la rate chez les Poissons, et particulièrement chez l'Anguille, le Scyllium, l'Acanthias, etc,... M. Phisalix consacre quelques pages à l'étude de son développement chez ce dernier poisson. J'aurai à revenir souvent sur ce très consciencieux travail, dont je ne fais que confirmer les principales conclusions relativement à la formation des hématies, mais avec lequel mes recherches sont en désaccord sur quelques points de détail. Pour plus de clarté, je commencerai par l'exposé des faits tels que je les ai observés; j'en réserve la discussion après l'examen de chaque point de détail. Relativement au premier développement, je rappellerai pourtant dès maintenant, que M. Phisalix a déjà vu et décrit le rudiment de la rate et l'artère splénique sur les embryons de 25 millimètres, et suivi les principales phases de l'évolution de l'organe, mais il les passe en revue très vite et s'attache tout particulièrement à la formation des globules sanguins dans la rate embryonnaire qu'il a pu le premier suivre dans leurs métamorphoses. Je m'attacherai surtout au contraire au développement du tissu splénique.

points les plus importants du développement. Chez les Sélaciens et chez les Téléostéens, les procédés généraux sont d'ailleurs sinon identiques, du moins analogues. Je n'ai pu étudier avec autant de soin le sang, les embryons étant plus rares et moins maniables que ceux de la Truite. En revanche, j'ai profité des facilités offertes par la grosseur des fœtus âgés et par la netteté de leurs éléments pour suivre plus loin la différenciation histologique du tissu propre de la rate.

Les embryons d'*Acanthias vulgaris* (Chien de mer, Aiguillat), sont les seuls que j'aie pu me procurer en quantité notable, et étudier sur place, grâce à la large hospitalité que m'a offerte M. Sauvage à la station aquicole de Boulogne; je ne saurais trop l'en remercier.

Je rappellerai d'abord la situation et les rapports de la rate chez l'adulte, je suivrai ensuite rapidement la formation du mésenchyme et de la circulation dans l'intestin, afin de bien délimiter le terrain aux dépens duquel se différenciera l'organe, puis le développement général de la rate, celui du tissu splénique, et enfin les modifications ultérieures de celui-ci chez le fœtus âgé. J'essayerai, en terminant, de donner une vue d'ensemble de l'organe chez les Sélaciens en général.

Forme, rapports et vaisseaux de la rate adulte. — Le tube digestif a la même disposition que chez la Truite : il s'étend directement de la bouche à l'anus, sauf un repli en ∽ qui intéresse la région stomaco-duodénale. Mais ici l'estomac forme un U à 2 branches égales en hauteur, l'une large, en continuité avec l'œsophage, l'autre étroite; de sorte que le pylore est reporté jusqu'au milieu du second jambage de l'S (fig. 10, Pl. I). Le duodénum ne fait qu'un avec l'intestin valvulé, qui commence à ce niveau et reste rectiligne jusqu'à l'extrémité. La rate, aplatie, triangulaire, coiffe par sa base à la manière d'un bicorne renversé la grande courbure de l'estomac: aux deux extrémités, cette base est prolongée par deux cornes peu développées, la droite [1] et ventrale étant la plus longue et logée entre la branche étroite de l'estomac et l'intestin valvulé. Elle a deux faces : la ventrale est convexe et présente quelques fines et profondes incisures; la dorsale, plane ou légèrement concave, est fortement échancrée vers la base; de l'échancrure part un sillon

1. Je suppose toujours pour la description l'embryon dans sa position naturelle : la tête en avant et le ventre en bas.

qui se dirige vers le sommet (sillon de la veine sus-intestinale) ; au point de réunion des deux, il se forme ainsi une sorte de hile par où entrent les vaisseaux et où s'insère le mésogastre. Celui-ci forme une toile continue dans la région correspondante à l'œsophage et à l'estomac jusqu'au sommet de la grande courbure, il se termine là par un bord libre s'étendant de ce sommet à la colonne vertébrale ; mais au delà, il se continue le long de la branche pylorique de l'estomac sous forme d'une toile épiploïque [1] étroite, pendante à la grande courbure : c'est elle qui vient s'insérer au hile de la rate, constituant un épiploon gastro-splénique. Cette dernière peut être considérée comme n'étant qu'un renflement de son bord libre. Le pancréas n'est plus diffus comme chez les Téléostéens, mais forme une masse aplatie appliquée au côté droit et ventral de la portion duodénale de l'intestin, masse qui envoie un prolongement considérable à gauche et en arrière (caché derrière l'estomac quand on ouvre l'animal) jusqu'au hile de la rate.

La circulation est simple [2]. L'aorte fournit au tube digestif : 1° une *artère cœliaque*, née tout en avant de la cavité abdominale, et qui se distribue à l'estomac, au foie, au duodénum, au pancréas et un peu à l'intestin ; 2° vers le milieu de la largeur de la même cavité, une *artère mésentérique* qui va directement à l'intestin valvulé dont elle suit le bord dorsal ; 3° immédiatement en avant de celle-ci, une *artère splénique* qui, suivant le bord postérieur libre du mésogastre, gagne le hile de la rate où elle pénètre. La branche terminale de la cœliaque qui descend le long du bord ventral de l'intestin donne parmi ses branches pancréatiques une seconde petite artère splénique, qui pénètre dans la corne droite de la rate et vient s'anastomoser avec la première (pancréatico-splénique ou splénique accessoire). Ici donc, comme chez les Téléostéens, la rate se trouve sur un arc artériel ayant deux origines différentes et largement relié à la circulation des organes voisins.

Même particularité existe pour les veines, plus intéressante ici au point de vue du développement et de l'anatomie comparée. La veine porte se forme, au côté dorsal du pylore, par la réunion de deux troncs : l'un (veine intestinale principale ou sus-intestinale)

1. Comparez à la crête épiploïque décrite chez la Truite. Ici je schématise un peu la description pour qu'elle puisse s'étendre aux autres Sélaciens.

2. Voir la figure 10, Pl. I, qui donne l'état de la circulation chez un fœtus âgé ; il suffit pour avoir une idée exacte de la circulation chez l'adulte, d'en supprimer par la pensée les vaisseaux vitellins.

court le long du bord dorsal de l'intestin valvulé, et passe devant le hile de la rate où il reçoit la *veine splénique* (splénique principale ou gastro-splénique), puis des branches gastriques et pancréatiques; l'autre, moins importante, suit le bord intestinal ventral (veine sous-intestinale), puis reçoit surtout le sang du pancréas; au bord de cet organe, une deuxième splénique (splénique accessoire ou pancréatico-splénique) vient le rejoindre. Les deux veines sortent de la rate au point où y pénètrent les artères correspondantes et s'anastomosent comme elles.

Ces préliminaires posés, j'aborde de suite l'étude du développement.

Formation du mésenchyme intestinal. — Je n'ai pas plus ici que chez les Téléostéens, à prendre parti dans la question controversée de l'origine du mésenchyme. Pourtant, je ne puis admettre avec Hertwig, quelque simple et séduisante que soit sa théorie, que tout le mésenchyme ait une origine extra-embryonnaire et dérive des noyaux vitellins. Certes, les deux feuillets primaires et les plaques latérales forment, antérieurement à l'apparition du mésenchyme, des lames épithéliales, entre lesquelles celui-ci se glisse, s'étend, envahissant, à partir surtout de la région ombilicale. Mais en beaucoup de points, apparaissent en outre des groupes de cellules de mésenchyme qui sont indissolublement liées à celles de l'épithélium du cœlome, ont les mêmes caractères et paraissent nettement en provenir.

Balfour (3) avait déjà vu le mésenchyme dériver de l'épithélium de la cavité générale dès la fin du stade I (chez le *Pristiurus* et le *Scyllium*). D'après lui, il y a d'abord peu de « cellules connectives » entre cet épithélium et l'épiblaste, mais une connexion entre les deux est établie par des prolongements protoplasmiques partant du premier, un peu plus tard se différencie un réseau cellulaire complet. Ziegler (69), plus récemment, a également vu et figuré ces aspects. D'après lui (chez la Torpille), le mésenchyme se détache aussi bien des segments primitifs que des plaques latérales, *par colonies de cellules en prolifération*. Chez l'Acanthias, les choses paraissent se passer d'une façon analogue, d'après ce que j'ai pu voir. Au stade C (5 mm.) [1] le mésenchyme n'existait pas encore dans l'embryon, et, sauf la corde, tous les organes, y compris les plaques muscu-

1. J'indiquerai l'âge des embryons par les stades de Balfour, auxquels j'ajouterai la longueur en millimètres, moins variable ici que chez la Truite.

laires et latérales, étaient réduits à l'état de feuillets épithéliaux. Mais sur un embryon de 8 millimètres (st. I), une petite quantité de mésenchyme se trouvait déjà entre ces feuillets dans certaines régions. Les cellules, complètement aplaties ou étoilées, étaient par places unies en canaux vasculaires, partout leurs prolongements s'anastomosaient avec des prolongements semblables venus des cellules de l'épithélium péritonéal, souvent saillantes sur cette face en amas irréguliers; entre les deux formations, il était impossible de tracer une limite. Il en était ainsi dans la paroi du corps, comme dans la paroi de l'intestin. Dans les points de ces parois où le mésenchyme n'existait pas, les mêmes prolongements partaient des cellules endothéliales, se ramifiant dans un petit espace intermédiaire aux deux feuillets, occupé vraisemblablement comme chez la Truite par une matière gélatineuse, et dont la paroi opposée était indiquée au contraire par une ligne nette limitant l'épithélium intestinal ou l'épiderme. Les cellules de l'épithélium du cœlome jouaient donc en même temps le rôle d'éléments du mésenchyme.

Il paraît par conséquent infiniment probable qu'une partie au moins du mésenchyme intestinal provient de l'épithélium péritonéal lui-même; dans tous les cas, il existe une période où l'on ne saurait tracer une limite entre ces deux formations, comme nous l'avons déjà vu chez la Truite. Sur un embryon de 11 millimètres, appartenant au stade K, elles n'étaient pas encore distinctement séparées. Aux stades suivants pourtant, l'épithélium péritonéal se limite de plus en plus nettement, ses cellules n'envoient plus de prolongement, et s'ordonnent en une lame épithéliale, à éléments columnaires dans la portion dorsale de la cavité générale, diminuant de hauteur sur les côtés, pour finir par être cubiques ou aplatis dans la région ventrale. Entre lui et l'épithélium intestinal, le mésenchyme est plus abondant, formé de cellules étoilées assez serrées. Tel est l'état des choses vers le stade M au moment où une légère élevure devient perceptible à la place de la future rate.

Développement de la circulation intestinale. — L'Acanthias m'a montré les mêmes particularités que Balfour a constatées chez d'autres Sélaciens. Sur l'embryon du stade I, les seuls vaisseaux existants sont l'aorte, la veine sous-intestinale et les vaisseaux vitellins. Dès le stade K, la circulation est régulièrement établie; du cœur le sang passe dans les arcs branchiaux, l'aorte, l'artère cau-

dale, il revient par la veine caudale qui se divise en deux branches contournant l'anus, une de chaque côté, pour former en avant de lui la veine sous intestinale. Celle-ci se réunit à la veine vitelline pour se diriger vers le cœur. A la partie postérieure de l'intestin, elle reçoit directement du sang de l'aorte par une artère anale. Les cardinales ne sont pas encore développées dans la région du tronc. Ici comme chez les Téléostéens, la circulation primitive de l'intestin est exclusivement veineuse, son énorme veine est l'unique voie de retour du sang en arrière du cordon. Au stade N (20 mm.), j'ai encore pu observer sur le vivant sa communication avec la veine caudale.

A cette dernière époque la rate se laisse deviner, d'autres vaisseaux se sont formés dans l'intestin dont il est bon de préciser la disposition. L'embryon, déjà bien formé, n'est plus relié au vitellus que par un étroit pédicule. Le tube digestif est encore rectiligne: simple en arrière du cordon, il se divise à son niveau en une sorte d'Y dont la branche ventrale s'engage dans le cordon pour former le canal ombilical communiquant avec le sac vitellin (fig. 3 du texte); à son origine, elle se renfle en un diverticule au côté droit : sac vitellin interne. La branche dorsale se rapproche au contraire légèrement de la corde et diminue de largeur; elle répond un peu plus en avant à l'estomac qui n'est encore reconnaissable qu'à une paroi épithéliale plus épaisse. Le pancréas est un simple diverticule creux, une sorte de bourse aplatie, à orifice rétréci, appliquée à la bifurcation des branches de l'Y, au côté gauche de l'intestin. Le canal cholédoque vient déboucher un peu plus en avant dans sa branche dorsale. Le carrefour ainsi déterminé correspond donc bien à la région duodénale. En arrière de lui, un bourrelet saillant longitudinal, formé par un amas de mésenchyme, se projette dans le calibre intestinal, bourrelet rectiligne dans sa première portion, décrivant déjà huit tours de spire plus loin, c'est le rudiment de la valvule spirale. La veine sous-intestinale court le long du bord ventral de l'intestin jusqu'en arrière du cordon; puis, d'un tour de spire incomplet assez serré, elle le contourne, passant à son côté gauche, supérieur, puis droit, où elle se confond avec la veine vitelline pour former la veine porte qui pénètre dans le foie. A la face supérieure de l'intestin, la sous-intestinale reçoit, soit réunies en un seul tronc, soit débouchant au voisinage l'une de l'autre [1], trois branches princi-

1. Le cours du sang est encore très irrégulier; fréquemment les gros vaisseaux dont les parois sont réduites à l'endothélium, se divisent en plusieurs trajets, dont

pales, l'une venant de la valvule spirale, l'autre du bord dorsal de l'intestin. Celle-ci suit ce bord très loin en arrière (veine sus-intestinale); au delà du point où elle le quitte pour se diriger vers le confluent en question, une petite branche continue encore en avant la direction primitive, et ne se perd qu'au delà de l'éminence splénique après lui avoir donné un rameau (qui sera plus tard la veine splénique principale). La troisième branche, un peu plus postérieure (pancréatico-splénique primitive), contourne le pancréas et se perd dans l'éminence splénique naissante, dont j'aborde de suite l'étude.

II. — *Développement général et premiers rapports de la rate.*

Comme l'a très bien décrit M. Phisalix, l'ébauche de la rate devient facilement reconnaissable sur l'embryon de 20 à 25 millimètres de longueur, dans l'angle supérieur, encore très ouvert, que forme la branche dorsale de l'Y intestinal avec son pied, ou, si l'on aime mieux, dans l'angle que commence à former la partie stomacale du tube digestif avec la partie duodénale. Sur l'embryon de 20 millimètres il est encore impossible de la distinguer à la loupe; pourtant au microscope, à l'aide d'un faible grossissement, on remarque au niveau du pancréas une légère élevure longitudinale mise en relief par le repli que forme sur sa crête l'épithélium péritonéal réfringent.

Ce n'est guère que sur des embryons de 30 millimètres environ (stade O, Balf.) que l'ébauche de l'organe peut être reconnue dans une simple dissection. La figure 9, Pl. I, montre un de ces embryons (31 mm.) encore vivant, sur lequel un volet a été enlevé dans la paroi gauche du corps, le lobe correspondant du foie relevé; immédiatement au-dessous de lui, apparaît l'Y intestinal, dont la branche vitelline déjà fort réduite s'engage dans le cordon, dont la branche dorsale, se coudant de plus en plus, forme l'estomac déjà distinct à un léger renflement. L'angle indiqué entre lui et l'intestin est occupé par la rate sous forme d'une mince languette triangulaire d'un gris rosé, qui va s'atténuant en pointe en avant, le long de la grande courbure de l'estomac (corne gauche).

telle ou telle branche successivement prédomine ou s'atrophie. Ne pouvant étudier ces vaisseaux dans la région duodénale que sur les coupes en série, je ne donne parmi ces trajets que les principaux, ceux que j'ai pu suivre chez plusieurs embryons d'âges différents.

A partir de cette époque, comme le montre la figure 8, Pl. I, l'estomac croissant plus rapidement que les parties voisines, sa courbure augmente de façon à faire prendre à la région la forme en S que nous connaissons. Ce résultat est atteint déjà sur les embryons de 40 à 45 millimètres (stade P. Balf.). En s'accentuant, la courbure de l'estomac se porte de plus en plus en arrière, vient se coiffer de la rate comme d'un bicorne, et l'entraîne avec elle en la faisant pivoter autour de son point d'attache intestinal. Les connexions de celles-ci avec le duodénum diminuent à mesure que sa saillie en arrière et à gauche augmente, résultat de sa propre croissance et de la poussée qu'elle subit de la part de l'estomac. Son sommet, d'abord très obtus, s'appointit, et, tourné primitivement en arrière et en haut, regarde maintenant franchement en arrière. La corne gauche, déjà indiquée à 30 millimètres, s'accentue; la droite se développe plus tardivement, et sur des embryons de 40 à 46 millimètres, où elle dépasse à peine 1 millimètre 1/2 de hauteur, la rate a acquis, à peu de chose près, la forme qui la distingue chez l'adulte; le sillon et l'échancrure de la face dorsale sont très marqués. Plus tard (très nettement sur de petits fœtus de 10 à 15 centimètres), des incisures profondes mais étroites apparaissent sur sa face antérieure, et semblent être l'indice d'une division en lobules qui s'arrête là sur cette espèce, mais va plus loin chez d'autres Sélaciens (Lamna par exemple).

L'examen de coupes en série est nécessaire pour préciser ces rapports. Prenons d'abord un embryon de 19 millimètres, c'est-à-dire à peine plus jeune que celui décrit en premier lieu, la figure 3 représente plusieurs coupes intéressant la région du cordon et dont la position exacte est indiquée sur une vue de l'intestin par le côté gauche. La plus postérieure (1) intéresse le commencement de l'intestin valvulé; le bourrelet qui représente la valvule proémine dans la lumière intestinale qu'il réduit à l'état de fente. A son côté gauche la veine sous-intestinale devenue supérieure, à l'insertion du mésentère primitif un petit vaisseau, sans importance actuellement, mais destiné ici à devenir la veine principale (sus-intestinale)[1]. Immédiatement en dehors de la grosse veine et à gauche de l'insertion du mésentère, un léger renflement du mésenchyme, qui allait en se perdant sur les coupes faites plus en arrière, et qui repré-

1. Oublié sur le dessin.

sente l'éminence splénique, la bosselure que nous avons pu remarquer en examinant l'intestin à plat. La coupe suivante, c'est-à-dire plus antérieure (2), montre la section du cul-de-sac postérieur du pancréas en train de bourgeonner (P) ; il sépare la veine de l'éminence splénique dont la saillie s'accentue. Sur la section 3, mêmes rapports, sauf que le diverticule pancréatique est coupé à son insertion.

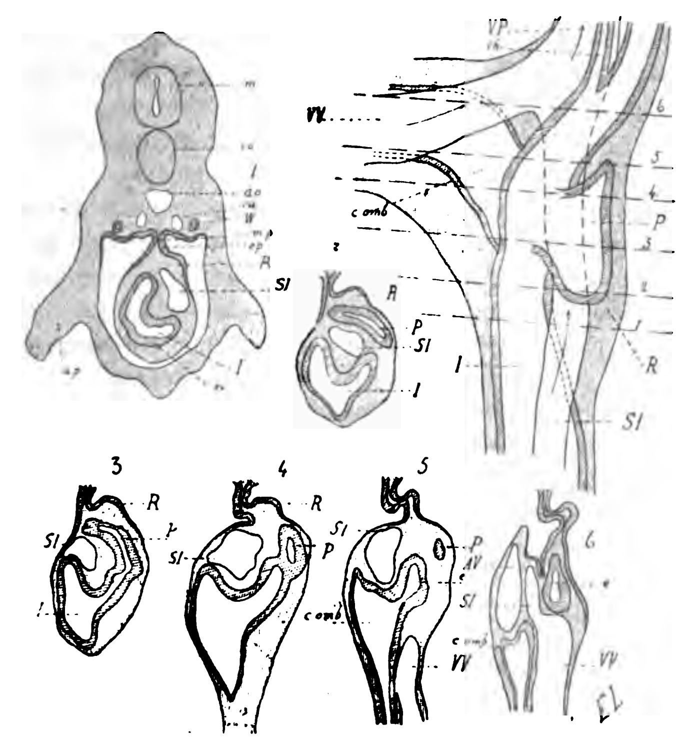


Fig. 3. — Embryon d'Acanthias de 19 mm. (stade N. Balf.). En haut et à droite, la région moyenne du tube digestif est représentée en coupe optique longitudinale. Le mésenchyme est indiqué par le pointillé, l'épithélium intestinal par les hachures. Des lignes interrompues marquent les niveaux auxquels ont été pratiquées les coupes transversales voisines portant les chiffres correspondants. — *I*, intestin en forme d'Y; *c. omb.*, canal ombilical. branche ventrale de l'Y; *P*, pancréas; *e*, estomac; *R*, éminence splénique; *ch*, canal cholédoque; *ei*, épithélium intestinal; *SI*, veine sous-intestinale; *VV*, veine vitelline; *VP*, veine porte; *AV*, artère vitelline; *mp*, mésentère primitif; *ep*, épithélium péritonéal; *W*, canaux de Wolf; *ca*, veines cardinales; *ao*, aorte; *co*, corde dorsale; *m*, moelle; *ap*, nageoire pectorale. — Grossi 30 fois environ.

Sur la section 4, on voit la coupe oblique du canal ombilical (branche ventrale de l'Y) ; l'éminence splénique, reportée à l'insertion même du mésentère, est plus saillante mais se rétrécit à la base. Enfin, au delà (5), elle a complètement disparu, le pancréas est en train d'en

faire autant; on voit un étranglement du tube digestif commencer à séparer les deux branches de l'intestin; plus loin (6), la séparation est complète, et la veine sous-intestinale passant sur la fourche de l'Y se réunit à la veine vitelline coupée dans sa longueur. Le tronc porte formé par leur réunion se distingue en avant, aux côtés de l'artère vitelline, au-dessus de l'étranglement longitudinal qui sépare du tube digestif le canal cholédoque. Cette séparation se prolongeant rapidement en arrière, l'insertion du canal descendra aux stades suivants beaucoup plus loin, ce qui a quelque importance quand on le prend comme point de repère. J'ai pu retrouver sur des coupes l'éminence splénique moins marquée jusque sur un embryon de 16 millimètres (stade M) et dans une situation identique.

En résumé, ces observations combinées permettent de déterminer le point précis où se forme la première ébauche de la rate. C'est une simple élevure longitudinale du mésenchyme intestinal, immédiatement à gauche de l'insertion du mésentère primitif, au niveau du pancréas, et en arrière aussi du canal cholédoque, par conséquent dans la région correspondant au duodénum.

C'est absolument la même situation que chez la Truite. Le rapport avec le pancréas est plus étroit, le rapport avec la veine intestinale existe aussi, mais seulement en arrière, par suite de la position du bourgeon pancréatique qui vient s'insinuer entre les deux; pourtant un affluent direct de cette veine la prolonge dès maintenant en avant à la base de l'éminence.

Sur un embryon de 25 millimètres, l'indication du nouvel organe est déjà plus nette, et ses rapports un peu modifiés. La figure 4 du texte permet de suivre cette évolution. Le point de bifurcation des deux branches de l'Y a reculé en arrière du cordon avec tous les organes que nous avons vus y adhérer. L'insertion du canal cholédoque est descendue jusqu'à cette bifurcation même, de sorte qu'en avant de ce point, la branche dorsale de l'Y tout entière, dont l'obliquité a augmenté, et dont l'épithélium est très épais, peut être considérée comme l'estomac, la branche ventrale formant exclusivement le canal ombilical et son renflement d'origine (sac vitellin interne). En même temps, apparaît sur ces coupes, comme chez la Truite, un dédoublement de l'épaississement dorsal du mésoderme intestinal. Ce dédoublement, beaucoup mieux orienté ici, est manifestement dû à la formation d'une sorte d'invagination de l'épithélium péritonéal d'avant en arrière, pour former une poche qui s'en-

fonce entre l'estomac d'une part, le canal ombilical et le pancréas de l'autre; elle se voit sur les coupes transversales (4 à 7), réduite à une fente à direction dorso-ventrale. Il en résulte que l'épaississement mésodermique disparaît, se trouve décomposé en 2 lames parallèles. La droite s'insère d'abord sur le canal ombilical, et en avant (5) sur le duodénum; réunie au mésentère primitif avec lequel elle se continue directement, elle représente le mésentère définitif de cette région. La gauche (*msg*) soutient l'estomac et représente le mésogastre dans l'épaisseur duquel se trouve

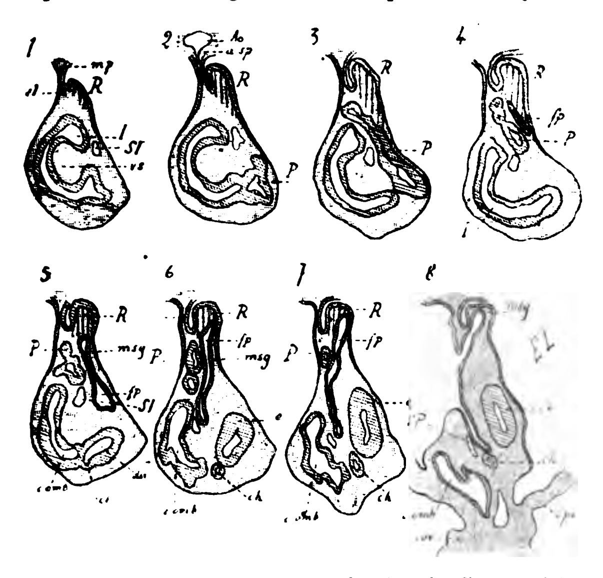


Fig. 1. — Série interrompue de coupes transversales du tube digestif (région moyenne) chez un embryon d'Acanthias plus âgé (25 millimètres, stade N, Balf.). La première est la plus postérieure. — *I*, lumière intestinale; *vs*, valvule spirale; *P*, pancréas; *e*, estomac; *du*, duodénum; *c omb*, canal ombilical; *ch*, canal cholédoque; *cor*, cordon; *pc*, parois du corps; *SI*, veine sous-intestinale; *VP*, veine porte; *sI*, veine sus-intestinale; *Ao*, aorte; *asp*, artère splénique; *R*, rate; *mp*, mésentère primitif; *fp*, fente péritonéale, formée par invagination antéro-postérieure de l'épithélium péritonéal (arrière-cavité des épiploons), et divisant l'épaississement dorsal du mésenchyme intestinal en 2 lames, dont la gauche (*msg*) forme un mésogastre secondaire. L'épithélium du tube digestif et l'épithélium péritonéal sont indiqués par des hachures obliques; ce dernier se réduit au côté ventral à une couche très mince de cellules aplaties.

logée toute la partie antérieure de la rate. M. Phisalix décrit simplement tout l'amas dorsal de mésoderme comme un mésentère divisé en deux lames, c'est dire qu'il place la rate dans l'épaisseur même du mésentère. C'est exact, mais il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que ces lames sont de formation secondaire et développées après l'apparition de la rate, de sorte que

celle-ci était d'abord dans l'épaisseur même de la paroi mésodermique de l'intestin. Or, cela est d'une certaine importance au point de vue de l'anatomie comparée : dans une note à la Société de biologie [1], j'ai montré que si, chez les Poissons dipnéens, le protoptère par exemple, la rate et le pancréas sont compris dans l'épaisseur même de la paroi intestinale (ce qui avait d'abord fait croire à leur absence), c'est uniquement parce que le développement s'est arrêté au stade que représente la figure 3 du texte chez l'Acanthias; l'invagination péritonéale n'a pas eu lieu, le tube digestif est resté rectiligne de la bouche à l'anus, et soutenu dans toute sa longueur par le *mésentère primitif* non modifié. Les coupes 1 et 2 de la figure 3 se trouvent être la représentation presque schématique de l'intestin du Protoptère adulte.

Qu'est-ce donc que cette invagination du péritoine qui se forme là seulement où apparaît une courbure stomacale, entre la face dorsale de l'estomac (dorsale chez l'adulte, droite chez l'embryon) et le pancréas, sinon l'analogue de l'arrière-cavité des épiploons chez les Vertébrés supérieurs? Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les coupes transversales de la région sur ces embryons de Poissons et sur ceux des Mammifères, même sur l'embryon humain, qui possède d'abord un véritable mésoduodénum et un pancréas logé en grande partie dans ce méso. Les différences sont dues à ce que, chez les Poissons, le foie étant logé tout en avant dans le tronc, n'apparaît pas sur ces coupes, et l'axe de l'arrière-cavité est presque longitudinal, alors qu'il est d'abord transversal chez les Mammifères. Une différence plus importante est la suivante. Chez la Truite, comme chez l'Acanthias, l'arrière-cavité cesse de très bonne heure d'être une poche fermée, et se déchire à l'extrémité et au côté droit, c'est-à-dire dans toute la région où le péritoine invaginé viendrait s'insérer à la branche pylorique de l'estomac. Il en résulte que le mésogastre (qui ne s'allonge jamais en grand épiploon), ne s'insère qu'à l'œsophage et à la branche cardiaque de l'estomac, et finit par un bord libre au sommet de la grande courbure.

Revenant à l'embryon et à la figure 4, nous voyons (4 *fp*) le fond de la poche péritonéale presque au contact de l'épithélium péritonéal superficiel; c'est en ce point que dès le stade suivant aura

[1] Juillet 1890 (34).

lieu la rupture. L'éminence splénique, dont la saillie a beaucoup augmenté et mesure environ 1 dixième et demi de millimètre sur 3 de largeur, se trouve donc en grande partie située maintenant dans l'épaisseur du mésogastre. Comme chez la Truite, elle a une tendance à émigrer en avant, en glissant le long du duodenum pour se rapprocher de l'estomac; elle a déjà avancé, et dès maintenant ne dépasse plus en arrière l'insertion du canal pancréatique.

A partir de cette époque, c'est comme nous l'avons vu l'estomac qui, en formant sa courbure, vient au-devant de la rate et entre en rapports plus intimes avec elle, en même temps qu'il contribue à l'éloigner de l'intestin. Jusqu'à présent elle était adhérente par une large base au mésenchyme intestinal; son bord supérieur et gauche

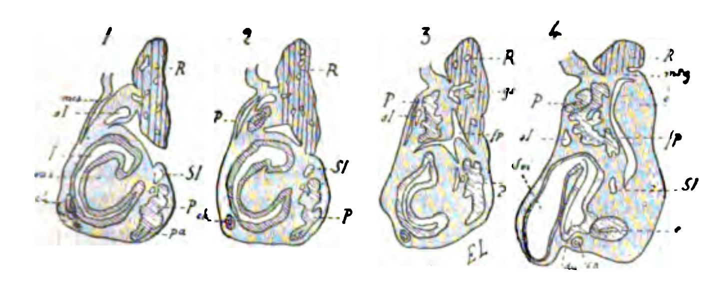


Fig. 5. — Embryon d'Acanthias de 35 mm. Coupes transversales de l'intestin; la première et plus postérieure au niveau de l'insertion du canal cholédoque, intéresse le sommet de la Rate (R) complètement détaché, la troisième sa base, la quatrième la corne gauche accolée à la grande courbure de l'estomac dont le mésenchyme seulement a été atteint par la section; la coupe de l'épithélium stomacal ne se voit qu'au voisinage immédiat du pylore, au côté ventral. Mêmes lettres que précédemment. *mes*, mésentère définitif; *msg*, mésogastre; *pa*, canal pancréatique; *gs*, veine gastro-splénique; *Svi*, sac vitellin interne. Le tissu splénique, marqué de hachures verticales, se montre à cette époque parsemé de veines dont les plus grosses seules sont indiquées.

seul était saillant. Sur les embryons de 30 millimètres, le bord inférieur commence à proéminer, puis le sommet; la base d'insertion diminue de plus en plus et se réduit à une sorte de hile par où entrent les vaisseaux. Les coupes transversales empruntées à un embryon de 35 millimètres montrent ce détachement graduel (fig. 5 du texte). On voit en 1 et 2 le bord inférieur faire saillie. tandis qu'au-dessous de lui une invagination péritonéale venue d'arrière en avant le sépare déjà peu à peu de l'intestin. Sur la coupe la plus antérieure (4), qui intéresse la base de la corne gauche, on voit en *fp* le fond de la poche formée par le péritoine (arrière-cavité des épiploons) qui, venant communiquer avec la

celle-ci était d'abord dans l'épaisseur même de la paroi mésodermique de l'intestin. Or, cela est d'une certaine importance au point de vue de l'anatomie comparée : dans une note à la Société de biologie [1], j'ai montré que si, chez les Poissons dipnéens, le protoptère par exemple, la rate et le pancréas sont compris dans l'épaisseur même de la paroi intestinale (ce qui avait d'abord fait croire à leur absence), c'est uniquement parce que le développement s'est arrêté au stade que représente la figure 3 du texte chez l'Acanthias; l'invagination péritonéale n'a pas eu lieu, le tube digestif est resté rectiligne de la bouche à l'anus, et soutenu dans toute sa longueur par le *mésentère primitif* non modifié. Les coupes 1 et 2 de la figure 3 se trouvent être la représentation presque schématique de l'intestin du Protoptère adulte.

Qu'est-ce donc que cette invagination du péritoine qui se forme là seulement où apparaît une courbure stomacale, entre la face dorsale de l'estomac (dorsale chez l'adulte, droite chez l'embryon) et le pancréas, sinon l'analogue de l'arrière-cavité des épiploons chez les Vertébrés supérieurs? Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les coupes transversales de la région sur ces embryons de Poissons et sur ceux des Mammifères, même sur l'embryon humain, qui possède d'abord un véritable mésoduodénum et un pancréas logé en grande partie dans ce méso. Les différences sont dues à ce que, chez les Poissons, le foie étant logé tout en avant dans le tronc, n'apparaît pas sur ces coupes, et l'axe de l'arrière-cavité est presque longitudinal, alors qu'il est d'abord transversal chez les Mammifères. Une différence plus importante est la suivante. Chez la Truite, comme chez l'Acanthias, l'arrière-cavité cesse de très bonne heure d'être une poche fermée, et se déchire à l'extrémité et au côté droit, c'est-à-dire dans toute la région où le péritoine invaginé viendrait s'insérer à la branche pylorique de l'estomac. Il en résulte que le mésogastre (qui ne s'allonge jamais en grand épiploon), ne s'insère qu'à l'œsophage et à la branche cardiaque de l'estomac, et finit par un bord libre au sommet de la grande courbure.

Revenant à l'embryon et à la figure 4, nous voyons (4 *fp*) le fond de la poche péritonéale presque au contact de l'épithélium péritonéal superficiel; c'est en ce point que dès le stade suivant aura

1. Juillet 1890 (34).

lieu la rupture. L'éminence splénique, dont la saillie a beaucoup augmenté et mesure environ 1 dixième et demi de millimètre sur 3 de largeur, se trouve donc en grande partie située maintenant dans l'épaisseur du mésogastre. Comme chez la Truite, elle a une tendance à émigrer en avant, en glissant le long du duodenum pour se rapprocher de l'estomac; elle a déjà avancé, et dès maintenant ne dépasse plus en arrière l'insertion du canal pancréatique.

A partir de cette époque, c'est comme nous l'avons vu l'estomac qui, en formant sa courbure, vient au-devant de la rate et entre en rapports plus intimes avec elle, en même temps qu'il contribue à l'éloigner de l'intestin. Jusqu'à présent elle était adhérente par une large base au mésenchyme intestinal; son bord supérieur et gauche

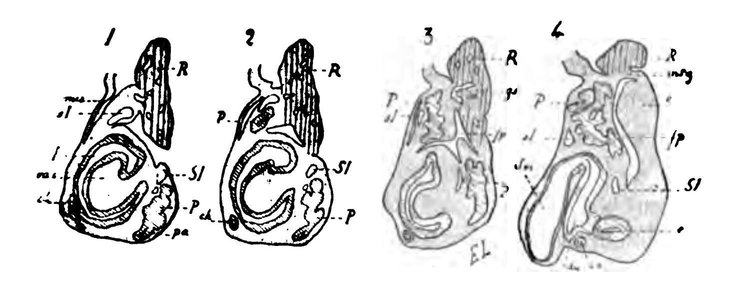


Fig. 5. — Embryon d'Acanthias de 35 mm. Coupes transversales de l'intestin; la première et plus postérieure au niveau de l'insertion du canal cholédoque, intéresse le sommet de la Rate (R) complètement détaché, la troisième sa base, la quatrième la corne gauche accolée à la grande courbure de l'estomac dont le mésenchyme seulement a été atteint par la section; la coupe de l'épithélium stomacal ne se voit qu'au voisinage immédiat du pylore, au côté ventral. Mêmes lettres que précédemment. *mes*, mésentère définitif; *msg*, mésogastre; *pa*, canal pancréatique; *gs*, veine gastro-splénique; *Svi*, sac vitellin interne. Le tissu splénique, marqué de hachures verticales, se montre à cette époque parsemé de veines dont les plus grosses seules sont indiquées.

seul était saillant. Sur les embryons de 30 millimètres, le bord inférieur commence à proéminer, puis le sommet; la base d'insertion diminue de plus en plus et se réduit à une sorte de hile par où entrent les vaisseaux. Les coupes transversales empruntées à un embryon de 35 millimètres montrent ce détachement graduel (fig. 5 du texte). On voit en 1 et 2 le bord inférieur faire saillie, tandis qu'au-dessous de lui une invagination péritonéale venue d'arrière en avant le sépare déjà peu à peu de l'intestin. Sur la coupe la plus antérieure (4), qui intéresse la base de la corne gauche, on voit en *fp* le fond de la poche formée par le péritoine (arrière-cavité des épiploons) qui, venant communiquer avec la

celle-ci était d'abord dans l'épaisseur même de la paroi mésodermique de l'intestin. Or, cela est d'une certaine importance au point de vue de l'anatomie comparée : dans une note à la Société de biologie [1], j'ai montré que si, chez les Poissons dipnéens, le protoptère par exemple, la rate et le pancréas sont compris dans l'épaisseur même de la paroi intestinale (ce qui avait d'abord fait croire à leur absence), c'est uniquement parce que le développement s'est arrêté au stade que représente la figure 3 du texte chez l'Acanthias; l'invagination péritonéale n'a pas eu lieu, le tube digestif est resté rectiligne de la bouche à l'anus, et soutenu dans toute sa longueur par le *mésentère primitif* non modifié. Les coupes 1 et 2 de la figure 3 se trouvent être la représentation presque schématique de l'intestin du Protoptère adulte.

Qu'est-ce donc que cette invagination du péritoine qui se forme là seulement où apparaît une courbure stomacale, entre la face dorsale de l'estomac (dorsale chez l'adulte, droite chez l'embryon) et le pancréas, sinon l'analogue de l'arrière-cavité des épiploons chez les Vertébrés supérieurs? Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les coupes transversales de la région sur ces embryons de Poissons et sur ceux des Mammifères, même sur l'embryon humain, qui possède d'abord un véritable mésoduodénum et un pancréas logé en grande partie dans ce méso. Les différences sont dues à ce que, chez les Poissons, le foie étant logé tout en avant dans le tronc, n'apparaît pas sur ces coupes, et l'axe de l'arrière-cavité est presque longitudinal, alors qu'il est d'abord transversal chez les Mammifères. Une différence plus importante est la suivante. Chez la Truite, comme chez l'Acanthias, l'arrière-cavité cesse de très bonne heure d'être une poche fermée, et se déchire à l'extrémité et au côté droit, c'est-à-dire dans toute la région où le péritoine invaginé viendrait s'insérer à la branche pylorique de l'estomac. Il en résulte que le mésogastre (qui ne s'allonge jamais en grand épiploon), ne s'insère qu'à l'œsophage et à la branche cardiaque de l'estomac, et finit par un bord libre au sommet de la grande courbure.

Revenant à l'embryon et à la figure 4, nous voyons (4 *fp*) le fond de la poche péritonéale presque au contact de l'épithélium péritonéal superficiel; c'est en ce point que dès le stade suivant aura

1. Juillet 1890 (34).

lieu la rupture. L'éminence splénique, dont la saillie a beaucoup augmenté et mesure environ 1 dixième et demi de millimètre sur 3 de largeur, se trouve donc en grande partie située maintenant dans l'épaisseur du mésogastre. Comme chez la Truite, elle a une tendance à émigrer en avant, en glissant le long du duodenum pour se rapprocher de l'estomac; elle a déjà avancé, et dès maintenant ne dépasse plus en arrière l'insertion du canal pancréatique.

A partir de cette époque, c'est comme nous l'avons vu l'estomac qui, en formant sa courbure, vient au-devant de la rate et entre en rapports plus intimes avec elle, en même temps qu'il contribue à l'éloigner de l'intestin. Jusqu'à présent elle était adhérente par une large base au mésenchyme intestinal; son bord supérieur et gauche

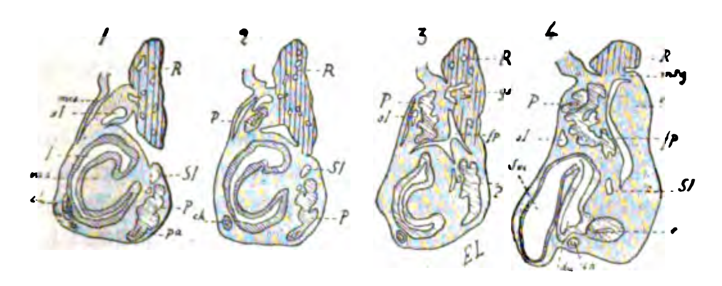


Fig. 5. — Embryon d'Acanthias de 35 mm. Coupes transversales de l'intestin; la première et plus postérieure au niveau de l'insertion du canal cholédoque, intéresse le sommet de la Rate (R) complètement détaché, la troisième sa base, la quatrième la corne gauche accolée à la grande courbure de l'estomac dont le mésenchyme seulement a été atteint par la section; la coupe de l'épithélium stomacal ne se voit qu'au voisinage immédiat du pylore, au côté ventral. Mêmes lettres que précédemment. *mes*, mésentère définitif; *msg*, mésogastre; *pa*, canal pancréatique; *gs*, veine gastro-splénique; *Svi*, sac vitellin interne. Le tissu splénique, marqué de hachures verticales, se montre à cette époque parsemé de veines dont les plus grosses seules sont indiquées.

seul était saillant. Sur les embryons de 30 millimètres, le bord inférieur commence à proéminer, puis le sommet; la base d'insertion diminue de plus en plus et se réduit à une sorte de hile par où entrent les vaisseaux. Les coupes transversales empruntées à un embryon de 35 millimètres montrent ce détachement graduel (fig. 5 du texte). On voit en 1 et 2 le bord inférieur faire saillie, tandis qu'au-dessous de lui une invagination péritonéale venue d'arrière en avant le sépare déjà peu à peu de l'intestin. Sur la coupe la plus antérieure (4), qui intéresse la base de la corne gauche, on voit en *fp* le fond de la poche formée par le péritoine (arrière-cavité des épiploons) qui, venant communiquer avec la

celle-ci était d'abord dans l'épaisseur même de la paroi mésodermique de l'intestin. Or, cela est d'une certaine importance au point de vue de l'anatomie comparée : dans une note à la Société de biologie [1], j'ai montré que si, chez les Poissons dipnéens, le protoptère par exemple, la rate et le pancréas sont compris dans l'épaisseur même de la paroi intestinale (ce qui avait d'abord fait croire à leur absence), c'est uniquement parce que le développement s'est arrêté au stade que représente la figure 3 du texte chez l'Acanthias ; l'invagination péritonéale n'a pas eu lieu, le tube digestif est resté rectiligne de la bouche à l'anus, et soutenu dans toute sa longueur par le *mésentère primitif* non modifié. Les coupes 1 et 2 de la figure 3 se trouvent être la représentation presque schématique de l'intestin du Protoptère adulte.

Qu'est-ce donc que cette invagination du péritoine qui se forme là seulement où apparaît une courbure stomacale, entre la face dorsale de l'estomac (dorsale chez l'adulte, droite chez l'embryon) et le pancréas, sinon l'analogue de l'arrière-cavité des épiploons chez les Vertébrés supérieurs ? Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les coupes transversales de la région sur ces embryons de Poissons et sur ceux des Mammifères, même sur l'embryon humain, qui possède d'abord un véritable mésoduodénum et un pancréas logé en grande partie dans ce méso. Les différences sont dues à ce que, chez les Poissons, le foie étant logé tout en avant dans le tronc, n'apparaît pas sur ces coupes, et l'axe de l'arrière-cavité est presque longitudinal, alors qu'il est d'abord transversal chez les Mammifères. Une différence plus importante est la suivante. Chez la Truite, comme chez l'Acanthias, l'arrière-cavité cesse de très bonne heure d'être une poche fermée, et se déchire à l'extrémité et au côté droit, c'est-à-dire dans toute la région où le péritoine invaginé viendrait s'insérer à la branche pylorique de l'estomac. Il en résulte que le mésogastre (qui ne s'allonge jamais en grand épiploon), ne s'insère qu'à l'œsophage et à la branche cardiaque de l'estomac, et finit par un bord libre au sommet de la grande courbure.

Revenant à l'embryon et à la figure 4, nous voyons (4 *fp*) le fond de la poche péritonéale presque au contact de l'épithélium péritonéal superficiel ; c'est en ce point que dès le stade suivant aura

1. Juillet 1890 (34).

lieu la rupture. L'éminence splénique, dont la saillie a beaucoup augmenté et mesure environ 1 dixième et demi de millimètre sur 3 de largeur, se trouve donc en grande partie située maintenant dans l'épaisseur du mésogastre. Comme chez la Truite, elle a une tendance à émigrer en avant, en glissant le long du duodenum pour se rapprocher de l'estomac; elle a déjà avancé, et dès maintenant ne dépasse plus en arrière l'insertion du canal pancréatique.

A partir de cette époque, c'est comme nous l'avons vu l'estomac qui, en formant sa courbure, vient au-devant de la rate et entre en rapports plus intimes avec elle, en même temps qu'il contribue à l'éloigner de l'intestin. Jusqu'à présent elle était adhérente par une large base au mésenchyme intestinal; son bord supérieur et gauche

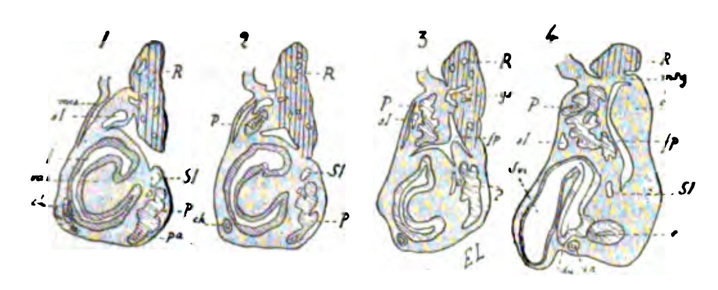


Fig. 5. — Embryon d'Acanthias de 35 mm. Coupes transversales de l'intestin; la première et plus postérieure au niveau de l'insertion du canal cholédoque, intéresse le sommet de la Rate (R) complètement détaché, la troisième sa base, la quatrième la corne gauche accolée à la grande courbure de l'estomac dont le mésenchyme seulement a été atteint par la section; la coupe de l'épithélium stomacal ne se voit qu'au voisinage immédiat du pylore, au côté ventral. Mêmes lettres que précédemment. *mes*, mésentère définitif; *msg*, mésogastre; *pa*, canal pancréatique; *gs*, veine gastro-splénique; *Soi*, sac vitellin interne. Le tissu splénique, marqué de hachures verticales, se montre à cette époque parsemé de veines dont les plus grosses seules sont indiquées.

seul était saillant. Sur les embryons de 30 millimètres, le bord inférieur commence à proéminer, puis le sommet; la base d'insertion diminue de plus en plus et se réduit à une sorte de hile par où entrent les vaisseaux. Les coupes transversales empruntées à un embryon de 35 millimètres montrent ce détachement graduel (fig. 5 du texte). On voit en 1 et 2 le bord inférieur faire saillie, tandis qu'au-dessous de lui une invagination péritonéale venue d'arrière en avant le sépare déjà peu à peu de l'intestin. Sur la coupe la plus antérieure (4), qui intéresse la base de la corne gauche, on voit en *fp* le fond de la poche formée par le péritoine (arrière-cavité des épiploons) qui, venant communiquer avec la

deuxième invagination dont nous venons de parler, sépare complètement la rate et l'estomac du pancréas et de l'intestin (3)[1].

Je ferai remarquer en terminant que, si le point d'origine de l'éminence splénique est le même que chez la Truite, ses migrations ultérieures sont très comparables aussi. Dans les deux espèces, la rate, née dans la région duodénale et en arrière de l'insertion des canaux cholédoque et pancréatique, remonte peu à peu en avant jusqu'à toucher la grande courbure de l'estomac en train de se former, s'y attache solidement et en reste solidaire. Dans les deux cas, elle accomplit un mouvement de bascule autour de son extrémité postérieure; mais ici, ce mouvement est beaucoup moins marqué par ce fait que le pylore étant reporté au milieu du second jambage de l'S, le duodenum ne se courbe pas, et d'autre part la courbure de l'estomac se dessine à un stade beaucoup plus précoce chez le Sélacien. Enfin, la différence de forme empêche de bien s'en rendre compte, mais il faut remarquer que la corne gauche chez l'adulte correspond à l'extrémité antérieure de l'éminence splénique (tête de la rate chez la Truite jeune), et la corne droite, qui vient plus en avant, à l'extrémité postérieure de l'éminence. Il y a d'ailleurs même des Truites dans lesquelles le bord libre de la rate adulte continue à s'accroître, forme une pointe triangulaire, et acquiert ainsi la même configuration que chez l'Acanthias. Il n'était pas indifférent pour la portée générale de ces recherches de choisir et de comparer deux espèces aussi éloignées, mais qui par la disposition simple de leurs viscères, formassent chacune dans leur ordre un type peu modifié par des adaptations secondaires.

Développement des vaisseaux spléniques. — Je rappelle qu'à l'époque de son apparition (st. N), l'éminence splénique était en rapport en arrière avec la veine sous-intestinale, et plus en avant avec un affluent de celle-ci, la pancréatico-splénique; la circulation intestinale est exclusivement veineuse, au moins dans cette région

1. Sur ces mêmes figures (3) on peut constater également que l'insertion du mésentère sur l'intestin valvulé tend à descendre jusque vers son bord inférieur. Il en résultera à un âge plus avancé que, entraîné par son poids, l'intestin basculera, et que tout le bord de la coupe (1) marqué d'un trait de force, qui regarde ici à gauche et un peu en haut, regardera chez l'adulte en bas et un peu à gauche; cela explique les expressions de corne gauche et droite, de face ventrale et dorsale de la rate que l'on est obligé d'employer en parlant de l'adulte et qui ne s'expliqueraient pas chez les embryons de cet âge où les mêmes faces sont gauche et droite.

où n'apparaît encore aucune artère. Deux modifications importantes se produisent au cours du développement, d'une part une transformation dans la distribution des veines, de l'autre la formation d'artères.

Veines. — A mesure qu'augmente l'éminence splénique, elle s'éloigne de la veine sous-intestinale (fig. 8, Pl. I); en compensation, la pancréatico-splénique augmente de diamètre, et donne à la base du nouvel organe un riche réseau de veinules, d'où partent des branches pénétrantes. Mais bientôt, on voit la sous-intestinale diminuer graduellement de calibre, perdre de son importance pendant que la petite veine courant à l'insertion du mésentère (sus-intestinale) en prend une de plus en plus grande, et finit pas la supplanter dans le rôle de veine principale de l'intestin [1].

Les affluents spléniques de ces deux veines subissent le contrecoup de ce revirement dans leur importance respective : 1° La veine principale de l'éminence splénique sur les embryous de 20 à 30 millimètres, la pancréatico-splénique, diminue de volume comme la sous-intestinale dans laquelle elle se jette. Elle devient si peu notable que je l'ai perdue de vue vers 40 millimètres; mais elle se trouvait à la partie tout à fait postérieure de l'éminence splénique, au point où la rate ne perd jamais ses adhérences avec l'intestin, et qui, à partir de ce moment, continue à se développer très activement pour former la corne droite; les petites veinules qui persistent en ce point et qui ne cessent d'établir une communication entre la rate et la veine sous-intestinale reforment un tronc d'une certaine importance que l'on aperçoit chez les jeunes fœtus et chez l'adulte :

1. Peut-être cela est-il dû au mode de développement du pancréas qui semble venir couper la route directe de la sous-intestinale. Cette transformation s'opère sur les embryons de 30 à 35 millimètres. A ce moment, un peu en avant de l'insertion du canal pancréatique la circulation paraît devenir un instant incertaine, les deux veines intestinales se divisent en plusieurs parcours comme le lit d'une rivière parsemée d'îles, se mettent en rapport par de nouveaux canaux, puis, peu à peu, une circulation nouvelle s'établit par ces collatérales. La plus importante de ces nouvelles veines est le petit vaisseau que nous avons vu continuer la direction de la sus-intestinale au delà du point où elle afflue dans la sous-intestinale. Il vient plus loin en avant, vers le niveau de l'estomac, se mettre en rapport avec un affluent de la sous-intestinale, puis assez rapidement, le premier point d'abouchement des deux veines s'oblitère ou se réduit à une collatérale insignifiante qui passe inaperçue, et le second trajet s'élargissant de plus en plus, devient la veine principale, la continuation naturelle de la veine porte dont la sous-intestinale n'est qu'un affluent. Sur les embryons de 35 millimètres cette transformation est presque achevée (fig. 8, Pl. I), mais les deux veines de l'intestin sont encore à peu près égales; plus tard la sus-intestinale prend le principal rôle et le garde, comme nous l'avons vu, jusque chez l'adulte.

splénique accessoire ou pancréatico-splénique définitive. 2° Au contraire, les petits rameaux insignifiants qui partaient de la branche antérieure de la sus-intestinale pour se perdre tout en avant dans l'éminence splénique (à 20 millimètres), acquièrent une importance de plus en plus considérable, entrent en rapport avec le riche réseau veineux né de la pancréatico-splénique, réseau que nous avons vu exister à la base de l'éminence, et en devient peu à peu le principal émissaire : veine splénique principale ou gastro-splénique. Déjà sur un embryon de 29 millimètres et demi elle avait acquis un certain diamètre, mais à partir de 32 millimètres, la pancréatico-splénique diminue et celle-ci tend à la supplanter. A 35 et 40 millimètres elle forme un tronc volumineux et court, partant de la sus-intestinale, et se divisant immédiatement en plusieurs branches qui pénètrent dans la rate par le hile (fig. 5, texte).

En résumé, nous avons donc les deux mêmes veines que chez la Truite, leur importance relative seule est changée : une veine qui se développe à l'extrémité postérieure de l'éminence primitive (queue de la rate chez la Truite jeune, corne droite chez l'Acanthias) et à partir de la sous-intestinale, la pancréatico-splénique ; une seconde beaucoup plus en avant (tête de la rate chez la Truite, hile chez l'Acanthias) qui s'unit à des branches venues de l'estomac pour former la gastro-splénique, venant ici se jeter dans la sus-intestinale. La veine splénique principale de l'adulte est chez la Truite la pancréatico-splénique et chez l'Acanthias la gastro-splénique; mais chez les deux, leurs branches terminales s'anastomosent à l'intérieur ou à l'extérieur de l'organe pour former un cercle complet.

Artères. — Sur les embryons de 19 et 20 millimètres, je n'ai pas vu trace d'artères se détachant de l'aorte dans toute la région moyenne de l'intestin, alors que les deux veines spléniques peuvent déjà être reconnues.

A 25 millimètres, sur les coupes transversales qui rencontrent l'insertion du canal pancréatique, on voit une petite artère partir de l'aorte et se diriger directement de haut en bas, à travers le mésentère primitif jusqu'au niveau de la rate; là elle se divise en deux fines branches, l'une antérieure, l'autre postérieure, qu'on peut suivre le long de l'insertion mésentérique pendant un certain temps, à la base même de l'éminence : c'est l'artère splénique prin-

cipale. Elle augmente peu rapidement, et vu la ténuité de ses branches terminales, il est difficile de dire à quel moment elle pénètre dans le tissu de la rate et s'y ramifie; à 32 millimètres j'ai vu une de ses principales divisions s'anastomoser à plein calibre avec une branche veineuse; on perd les autres presque à leur point d'entrée dans le hile. Quant à l'artère splénique accessoire qui suit le même trajet que la veine, elle paraît avoir un développement assez tardif; je ne l'ai remarqué que sur des fœtus déjà âgés. Les artères de l'intestin elles-mêmes apparaissent tardivement; ainsi l'artère sous-intestinale n'est visible d'une façon nette sur les coupes aux côtés de la veine que sur des embryons de 35 millimètres.

III. — *Développement du tissu splénique.*

La première différenciation du tissu splénique est bien moins nette que chez la Truite, à cause du rapport moins intime avec la veine sous-intestinale, et surtout en raison de la nature même des éléments qui n'ont pas des caractères distinctifs aussi tranchés. On ne peut pas ici, au moins au début, reconnaître différentes variétés de noyaux, et d'autre part les corps cellulaires ont des réactions colorées moins nettes, et une très grande délicatesse qui rend les fixations difficiles [1]. Nous pourrons néanmoins retrouver des processus généraux très comparables à ceux étudiés chez les Téléostéens, avec quelque variété dans les détails. Les embryons destinés à être coupés ont été jusqu'à la taille de 42 millimètres fixés au liquide de Kleinenberg, ou au liquide de Fol, avec les mêmes précautions que pour la Truite. Sur quelques-uns des premiers, après coloration en masse au carmin boracique, les coupes ont été recolorées au picro-carmin sur la lame, la première opération donnant une coloration trop exclusivement nucléaire. Les tissus sont peu favorables à l'examen d'ensemble par transparence sur le vivant; c'est donc surtout d'après des coupes, puis des dissociations, que nous suivrons leurs premières modifications.

A l'origine (20 mm.), le mésenchyme de la bosselure splénique ne diffère pas sensiblement par sa constitution du mésenchyme

1. Il faut tenir compte de ce fait qu'à l'époque du développement de la rate le jeune Acanthias est un embryon délicat et mou, de forme bien éloignée de celle de l'adulte et destiné à rester plusieurs mois encore dans l'oviducte de la mère: tandis que la Truite est un petit Poisson en train d'éclore et déjà bien formé.

général : c'est un réseau un peu serré de cellules étoilées, dans lequel pourtant on remarque un certain nombre de noyaux qui n'appartiennent pas à la charpente, et sont logés dans les mailles mêmes. Du côté de la veine, il est difficile de dire si la couche de cellules plates à corps peu distinct qui la limite forme un endothélium continu, pourtant cela paraît être. Il n'en est pas de même des petites branches de la pancréatico-splénique qui manquent de paroi nette vers leur extrémité. Mais il n'y a pas là, comme chez la Truite, un tissu bien individualisé dès l'apparition d'une légère bosselure. C'est seulement plus tard et graduellement qu'il se spécialise; aussi, après avoir simplement signalé que, sur l'embryon de 25 millimètres, les éléments sont beaucoup plus abondants, serrés les uns contre les autres, les veinules à la base plus nombreuses, et se perdant par des extrémités sans paroi propre jusque dans l'intérieur du tissu, je passerai immédiatement à la description d'un embryon de 27 millimètres sur lequel l'organe est en pleine différenciation et peut être pris pour type.

Passant d'abord en revue le mésenchyme dans les différentes parties de l'embryon, nous verrons que les aspects un peu variés qu'il y présente dépendent de l'accroissement plus ou moins rapide de ces parties. Dans la région du tronc en général, c'est un réseau bien net de cellules voisines et anastomosées par des prolongements délicats; par places, plusieurs de ces cellules unies à plein corps ou par de larges expansions plates, très peu de cellules libres dans les mailles du réseau, pas de fibres sauf en un seul point, à la périphérie du cordon.

Sur le vivant, les mailles paraissent remplies par une substance de consistance gélatineuse. A mesure qu'on approche des points en voie de prolifération active, par exemple de l'extrémité des nageoires pectorales en développement, on voit le réseau se resserrer de plus en plus, bientôt il n'existe plus entre les cellules que de petites fentes, ovalaires en coupe; enfin, tout à fait à l'extrémité, on ne trouve plus que des cellules serrées l'une contre l'autre à la façon d'un amas épithélial, mais dont les limites ne sont pas toujours distinctes. Les figures karyokinétiques y sont relativement abondantes. Dans le mésenchyme lâche, les vaisseaux sont rares, formés d'une simple paroi endothéliale à noyaux peu aplatis, sur laquelle vient s'appliquer le réseau; à la base des nageoires, quelques cellules vaso-formatives continuant ces vais-

seaux; à la pointe, dans le tissu d'aspect épithélial, pas une lumière vasculaire.

Le mésenchyme intestinal est assez lâche, comme celui du tronc. Vers la base de l'éminence splénique il devient de plus en plus serré; au sommet de l'éminence et dans toute la future corne gauche, il présente un aspect assez analogue à celui des ailerons pectoraux; l'on n'y voit guère qu'un amas serré de noyaux arrondis ou ovalaires au milieu d'une masse granuleuse, où apparaissent par places des lignes intercellulaires. Trois choses frappent pourtant en étudiant ce tissu, à un grossissement faible d'abord, puis à l'aide d'un bon objectif à immersion : 1° contrairement au tissu analogue de l'extrémité des nageoires, celui-ci contient de nombreuses lumières vasculaires en continuité avec les veinules de la base; 2° ces vaisseaux sont de simples lacunes sans parois propres creusées au milieu de l'amas cellulaire; 3° dans cet amas, on voit quelques noyaux qui paraissent suspendus par des brides protoplasmiques au milieu d'un petit espace clair bien limité. Nous allons revenir sur chacun de ces trois points caractéristiques.

Il est évident que depuis le stade originel, le mésenchyme de la bosselure splénique a proliféré très activement tout en respectant les veinules qui y pénétraient déjà; on trouve du reste encore quelques karyokinèses, témoins de cette activité. C'est là le fait banal que nous retrouvons dans d'autres régions. Il n'en est pas de même de la présence de ces éléments spéciaux dont je viens de parler, et qui rappellent d'une façon frappante quelques-uns de ceux que nous avons vus chez la Truite. Sur le fond fortement coloré du tissu dense qui occupe le sommet de la bosselure, ils apparaissent en clair particulièrement nets. Les uns sont simplement de grosses cellules arrondies à protoplasma pâle et vacuolaire, bien limitées, surtout grâce à l'aspect sombre des voisines. Dans les plus caractéristiques (fig. 1, Pl. XII, *cs*) ce protoplasma, plus rare, est réduit à de fines lames et brides, divergeant autour du noyau (7-10 μ), et qui le tiennent suspendu au centre d'une cavité arrondie (11-16 μ), ou appliqué contre sa paroi; l'aspect général est celui d'une cellule végétale adulte, avec cette différence toutefois, que la limite de la cavité n'est pas marquée ici par une membrane périphérique épaisse, mais uniquement, semble-t-il, par le corps même des cellules voisines restées pleines et gonflées. D'autres fois, on voit simplement un noyau presque nu, à demi entouré par un vide

en forme de croissant, qui le sépare des éléments voisins. Les noyaux ne paraissent pas avoir de caractères bien spéciaux; peut-être sont-ils en moyenne plus gros, plus réguliers surtout que la majorité des noyaux voisins, avec des traces souvent plus accusées de réticulum nucléinien. Ces images sont nombreuses dans toute l'étendue de la bosselure splénique, mais à mesure qu'on en quitte le sommet pour se rapprocher de la base, elles attirent moins l'attention, parce que les cellules interposées au lieu de rester serrées, s'écartent l'une de l'autre, ne restent plus en contact que par leurs angles ou par des prolongements, de façon à former un réseau dans les mailles duquel les premières se trouvent contenues, et il devient assez difficile de les distinguer (bas de la fig. 1). (C'est ce qui se passera dans toute l'étendue du tissu des embryons un peu plus âgés, quand, la prolifération se ralentissant, les éléments de nouveau s'écartent et reforment réseau; mais les éléments contenus dans les mailles auront alors tendance à se présenter comme des noyaux d'aspect nu.) Plus loin encore, on passe au mésenchyme étoilé ordinaire à mailles généralement vides.

Revenons maintenant aux vaisseaux. Nous avons vu les veinules former un réseau très riche à la base de l'éminence; de ce réseau partent des branches pénétrantes, tortueuses, irrégulières, de 20 à 25 μ de diamètre, limitées par un endothélium peu régulier formé de cellules assez épaisses et débordant dans la lumière du vaisseau. Leurs ramifications s'enfoncent jusque dans le tissu dense du sommet, en diminuant de diamètre jusqu'à 8 μ et moins. Elles deviennent extrêmement irrégulières, se rétrécissent en un point presque jusqu'à disparaître, s'élargissant de nouveau plus loin. Au bout d'un certain trajet, il est impossible de leur reconnaître un endothélium, les cellules bordantes sont de plus en plus épaisses, et se distinguent de moins en moins des cellules voisines, de sorte que les espaces vasculaires apparaissent bientôt comme de simples lacunes irrégulières sans parois propres, creusées au milieu d'un amas cellulaire dense (fig. 1, Pl. XII, *v*). Vers leur extrémité, ces lacunes disparaissent quelquefois brusquement sans qu'on en trouve trace à côté ni sur les coupes voisines. Souvent elles se réduisent à l'état de fentes intercellulaires, comme sur la figure 2, *v*, où l'on voit une de ces extrémités coupée obliquement. Enfin, et cela surtout dans le tissu un peu moins dense, on en voit venir s'aboucher à plein calibre dans une maille en partie

occupée par un noyau, ou dans des espaces réticulés plus larges qui semblent formés par la réunion de plusieurs d'entre elles (fig. 3, *v*, *e*).

En rapprochant toutes les observations, et surtout en les comparant à ce que nous avons vu chez la Truite, le mécanisme de la différenciation paraît assez facile à établir. Le mésenchyme, d'abord étoilé, est le siège d'une prolifération abondante qui en fait un tissu compact. Au milieu de ce tissu apparaissent, rares aux stades précédents, nombreux ici, des éléments dont le protoplasma se raréfie, et qui tendent à se séparer des voisins; ceux-ci s'écartent ensuite de nouveau pour reformer un réseau dans les mailles duquel se trouvent compris les premiers. Les logettes voisines dans le tissu dense, les mailles déjà formées dans le tissu lâche (le premier finissant par se convertir tout entier dans le second), entrent en communication entre elles, et avec les veinules préexistantes à paroi propre non différenciée. Ce sont elles qui jouent ici le rôle de la veine sous-intestinale chez la Truite, et naturellement la seule présence de vaisseaux aussi petits rend la succession des phénomènes moins évidente que chez les Téléostéens, mais pourtant assez facile à saisir.

Deux choses bien établies dans tous les cas, sont la communication assurée dès maintenant des mailles du réseau en voie de formation et des veinules, et la présence dans ces mailles d'éléments spéciaux réduits presque au seul noyau. Les veinules sont généralement vides ou contiennent quelques hématies, mêlées à de petites cellules arrondies à corps protoplasmique peu abondant, souvent en karyokinèse, et qui paraissent provenir déjà de la transformation des éléments libres; il n'y a point d'hématies dans les mailles du réseau.

Sur des embryons plus âgés, la distinction des éléments devient de plus en plus facile. A partir de 30 millimètres, le tissu diminue rapidement de densité; vers 35, partout les cellules s'écartent et forment réseau, les noyaux contenus dans les mailles paraissent généralement nus ou entourés d'une très petite coiffe protoplasmique, les points du réticulum vides (quelques-uns en communication évidente avec des veinules) deviennent de plus en plus nombreux, et il paraît vraisemblable que les noyaux qui les occupaient sont passés dans ces veines.

A la même époque (embryons de 32 et 35 millimètres), ces

veines, relativement clairsemées jusqu'ici, prennent un développement considérable et occupent sur les coupes plus du quart de la surface. Elles sont volumineuses, tortueuses, gorgées de sang, et convergent au hile vers la veine splénique principale qui vient presque subitement aussi d'acquérir une grande importance. Sauf vers l'extrémité, elles ont acquis partout un endothélium. Quelques hématies vieilles, assez rares, se retrouvent isolées jusque dans les mailles du réseau, souvent pressées, déformées entre les éléments voisins.

Enfin, les éléments contenus dans les mailles commencent à se distinguer des autres par leurs caractères nucléaires. Déjà sur un embryon de 29 millimètres et demi, l'on trouvait parmi eux quelques noyaux irrégulièrement arrondis, paraissant complètement nus, limités par une ligne nette et épaisse et pourvus d'un réticulum nucléinien lâche assez net, tandis que les autres ont un aspect granuleux. Ils deviennent nombreux vers 40 millimètres et peuvent dès maintenant être reconnus comme des ***noyaux d'origine***; j'y reviendrai dans un instant, en étudiant à part l'évolution ultérieure de chacune des parties constitutives du tissu splénique. Dès maintenant les plus essentielles sont toutes différenciées.

Épithélium péritonéal. — J'ai systématiquement laissé de côté jusqu'ici l'épithélium péritonéal au niveau de la rate, afin de présenter en bloc son évolution. Nous l'avons vu élevé, mais généralement bien distinct du mésenchyme sous-jacent, avant l'époque de l'apparition de la rate. Sur les embryons de 16 et de 19 millimètres où se dessinait l'éminence splénique, il est cylindrique stratifié, non seulement au niveau de cet épaississement et dans toute la partie dorsale de la cavité abdominale (notamment sur l'éminence génitale), mais aussi sur la face supérieure de l'intestin, sur le mésentère, sur l'estomac où il atteint sa plus grande hauteur. Un peu partout en ces points, il renferme quelques ovules primitifs destinés à disparaître. (Balfour a déjà attiré l'attention sur leur dissémination loin du lieu d'élection.) Il n'est pas limité partout par une ligne sous-épithéliale bien distincte, mais pourtant reconnaissable à l'orientation et à l'allongement de ses noyaux : sur la majeure partie de l'éminence splénique, la limite est très nette.

Plus tard, il tend à diminuer de hauteur; pourtant il était encore fort élevé, formé de plusieurs couches de cellules cylindriques, sur un embryon de 27 millimètres; tandis que sur d'autres

de 25, 29 et demi, et 30, il est réduit à une couche de ces mêmes cellules, par places même peu élevées, presque cubiques. Sur toute la surface de la rate sa limite est assez distincte, et en général même, particulièrement sur l'embryon de 25 millimètres, accusée par une ligne foncée.

En résumé, à aucun moment, même à l'époque de la prolifération cellulaire la plus active de l'organe (embryons de 25 à 30 millimètres), l'épithélium péritonéal ne m'a paru se confondre avec le mésenchyme sous-jacent en voie de transformation, ni contribuer dans une proportion appréciable à la constitution du tissu splénique proprement dit. Il est vrai qu'à cette période du développement, cet épithélium est très élevé au niveau de l'éminence splénique, et que sa limite n'est pas partout marquée par une ligne absolument nette, mais nous venons de voir que ce ne sont point des faits particuliers à la surface de la rate. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'à un état bien antérieur à l'apparition de la rate, l'épithélium était dans presque toute l'étendue de la cavité péritonéale étroitement uni au mésenchyme sous-jacent et paraissait contribuer dans une large mesure à son accroissement, mais le tissu splénique n'a pas de rapports de parenté plus étroits avec cet épithélium que le mésenchyme intestinal en général.

Les faits que je viens de signaler se rapprochent de ceux qui ont été observés par le professeur Toldt (66) sur l'embryon humain et celui de quelques Mammifères. Pour lui, l'épithélium péritonéal épaissi est l'origine de la majeure partie du tissu splénique, dont les vaisseaux pourtant proviendraient du mésogastre. Tout en faisant des réserves à propos des Mammifères, où j'ai constaté (mouton, lapin) le même épaississement épithélial, mais où je n'ai pu l'étudier complètement encore, j'ai la conviction que, chez les Poissons, cette collaboration du revêtement péritonéal à l'édification du tissu splénique n'existe pas. Chez la Truite c'était de toute évidence, chez l'Acanthias les faits sont un peu moins probants, mais dans tous les cas, complètement insuffisants à établir la théorie adverse.

IV. — *Évolution ultérieure des parties constitutives du tissu splénique.*

A. — *Éléments libres.* — Je n'avais plus ici à portée, comme chez les Téléostéens, une réserve d'embryons ou de jeunes alevins vivants,

dont le sang ou la pulpe splénique pussent être examinés ou fixés immédiatement, mais seulement des embryons plus rares, contenus dans l'oviducte d'une mère pêchée et morte depuis plusieurs heures. Je n'ai guère employé que ceux dont le cœur battait encore, mais il est évident que l'étude d'éléments aussi délicats que ceux de la pulpe ne saurait, même dans ces conditions, être faite avec autant de facilité et de précision; aussi je me bornerai, au moins en ce qui a trait aux transformations de ces éléments, à donner les résultats de quelques observations. Elles ne font guère d'ailleurs que confirmer celles de M. Phisalix, dont ce point avait particulièrement attiré l'attention. Pour les examens sur le vivant, je me suis bien trouvé de l'emploi de l'eau salée à 12 pour 1000 qu'il recommande.

Sur un embryon de 33 millimètres examiné dans ces conditions, la rate, incolore sauf quelques points et traînées rougeâtres, laissait échapper à la dissociation les éléments suivants. La grande majorité était formée de noyaux clairs à peu près sphériques, de taille très variable, en moyenne de 8 à 12 μ de diamètre (quelques-uns rares atteignant jusqu'à 25 μ), à contour fortement marqué, cloisonnés par un réticulum lâche très net de filaments délicats. Ils paraissent généralement complètement nus; sur quelques-uns, qui sont en bissac, on distingue dans le retrait un très léger amas protoplasmique qui vraisemblablement s'étend en une pellicule excessivement mince, tout autour du noyau. Un certain nombre d'entre eux, moins réguliers, généralement plus petits, ne montrent que peu ou point de réticulum, mais un aspect plus ou moins granuleux. Des hématies, dont les unes plates (forme sénile) ont un noyau pâle de 7-10 μ, déformé, de contour peu net, les autres plus rares, sont plus renflées, souvent plus colorées, ont un noyau à contour net et sombre, occupé par une sorte de réticulum granuleux (hématies jeunes). Enfin quelques formes rares, à noyau se rapprochant par son volume des noyaux libres, à corps arrondi, peu étendu, ayant une teinte hémoglobique légère. Un embryon de 30 millimètres a montré les mêmes noyaux libres, plus rares.

Sur deux autres, de 41 et demi et 42 millimètres, ces noyaux sont au contraire excessivement abondants; dans la dissociation, les deux sortes d'hématies se retrouvent. Les formes plus ou moins légèrement teintées d'hémoglobine sont plus nombreuses, elles ont un

noyau pâle vaguement granuleux, un corps cellulaire quelquefois réduit à une mince couche enveloppante, quelquefois dépassant 15 μ de diamètre. Outre leur teinte, elles se distinguent par leur immobilité, leur corps plus homogène et leur contour régulièrement arrondi, des leucocytes qui, assez rares aussi, ont conservé en général des mouvements amiboïdes très marqués. Ce doit être là des formes de transition, car les plus grosses et les plus colorées sont difficiles à distinguer des hématies jeunes; elles seraient remarquables ici par leur tendance à se charger d'hémoglobine dès l'origine, et la phase d'hématoblaste incolore serait tout à fait transitoire.

Sur un fœtus de 22 centimètres et sur l'adulte nous retrouvons tous ces éléments, les noyaux nus à réticulum formant la presque totalité. Leur taille est un peu plus régulière et descendue à 8 μ en moyenne [1].

Des dissociations aux différents âges après l'action du liquide de Muller sont peu intéressantes; pourtant ici un très grand nombre de noyaux d'origine montrent une pellicule protoplasmique distincte plus ou moins épaisse, gonflée probablement par le réactif, et souvent un véritable corps, mais ils sont loin d'avoir des caractères aussi tranchés que chez la Truite.

L'examen des coupes de 35 à 40 millimètres complète un peu ces notions, surtout en montrant en place dans les mailles du réseau un assez grand nombre de formes intermédiaires. Sur ces coupes (fixées au liquide de Fol et colorées à l'hématoxyline) les détails de structure du noyau sont particulièrement bien marqués et intéressants. Dans les noyaux d'origine libres, se voit un beau réticulum, paraissant formé de fils très fins sur lesquels se trouvent des files de granulations petites, mais inégales en grosseur, plus colorées que le filament même (fig. 13, Pl. XIII, *no*). Souvent ces granulations sont plus grosses, plus abondantes, et se rassemblent en amas aux points d'intersection des filaments; il en résulte, surtout à un grossissement moyen, un aspect granuleux du noyau qui peut arriver à

1. Un certain nombre d'entre eux présentent en dedans de la membrane nucléaire, soit de petits épaississements saillants, en bouton, soit un épaississement généralisé à tout ou partie de la périphérie et paraissant dû à la confluence des précédents; les uns et les autres sont formés d'une substance fortement réfringente; j'ignore quelle est la valeur exacte de ces images, et s'il faut y voir une contribution de la substance du noyau à la formation d'un corps cellulaire? Les épaississements localisés paraissent être à l'insertion des filaments du réseau nucléinien, qui est beaucoup réduit dans les noyaux à épaississement généralisé.

masquer presque complètement le réticulum. A côté de ces noyaux d'origine, dans l'intérieur du tissu, mais surtout par petits groupes dans les veines, on trouve un assez grand nombre de petites cellules à corps presque homogène, presque complètement rempli par un noyau semblable et de mêmes dimensions, à réticulum moins marqué. La plupart ont une teinte jaunâtre : beaucoup présentent des figures karyokinétiques, je ne puis les considérer autrement que comme des hématoblastes en voie de transformation (fig. 13, *hb*). Du reste, entre elles et les hématies on retrouve tous les intermédiaires avec une teinte hémoglobique de plus en plus marquée : cellules plus larges un peu aplaties, à contour plus fortement indiqué, à noyau plus petit, d'aspect plus sombre et plus granuleux, — hématies jeunes à noyau plus petit encore et plus grossièrement granuleux (*hj*), — hématies vieilles enfin à noyau mûriforme et à corps ovalaire complètement aplati. On trouve relativement peu de leucocytes, quelques-uns avec un noyau bilobé, granuleux et foncé.

En résumé, nous avons vu des éléments libres se former dans la rate dès la différenciation du tissu (à 25 millimètres environ), et se séparer des éléments voisins ordonnés en réseau. Ces éléments, d'abord entourés d'une petite quantité de protoplasma qui va se raréfiant, apparaissent bientôt comme des noyaux nus ou à peu près, possédant un réticulum de nucléine plus ou moins net : noyaux d'origine. Ils paraissent se multiplier par division directe. Quelques-uns d'entre eux, rares à 30 et 35 millimètres, plus abondants à partir de 40, se distinguent des autres par un petit corps cellulaire qui s'imprègne presque immédiatement d'hémoglobine : hématoblastes. Ceux-ci, se divisant par karyokinèse, se transforment peu à peu en hématies, en devenant de plus en plus riches en hémoglobine ; leur pouvoir de division semble s'affaiblir à mesure, les hématies en karyokinèse devenant de moins en moins nombreuses. De la rate ne paraissent sortir qu'un très petit nombre de leucocytes jeunes ou adultes [1].

1. Quant aux relations générales entre le développement des organes hématopoiétiques et du sang, j'ai également peu de résultats nouveaux à noter. Il n'y a pas ici de masse intermédiaire lors de la formation des cardinales, le tissu rénal d'aspect lymphoïde n'a pas encore fait son apparition sur les embryons de 30 millimètres, alors que la rate commence seulement à donner quelques éléments au sang, déjà très riche pourtant en globules. La majorité des hématies paraît être d'origine extra-embryonnaire et se former pendant longtemps à la surface du vitellus dans l'aire vasculaire. D'abord petite et fort pauvre en vaisseaux (11 millimètres), elle finit par envelopper com-

Pour en finir avec les éléments libres, il me reste à signaler les variations de proportion des éléments propres à la rate et des éléments du sang dans le tissu splénique aux différents âges.

Nous avons vu qu'à l'origine (25 à 27 millimètres), toutes les mailles du réseau sont remplies, et remplies par les noyaux d'origine ou leurs cellules mères, il n'y a pas d'hématie dans le tissu. Bientôt (29, 30 millimètres), au point d'abouchement des veinules dans le réseau, nous avons vu des points de ce réseau qui paraissaient vides, abandonnés par leurs éléments libres passés dans les veines. Ces points deviennent de plus en plus nombreux, et quand (vers 35 millimètres) les veines, se développant considérablement, sont gorgées de sang, les hématies envahissent par reflux ces mailles libres au voisinage des ouvertures veineuses; mais on n'en

plètement le vitellus sur des embryons de 40 millimètres seulement, et sa vascularité augmente encore au delà de cette époque. La rate est le premier organe hématopoiétique qui entre en fonction, et continue jusque chez l'adulte.

Au stade N (20 millimètres), alors qu'elle apparaît seulement, le sang est formé en majeure partie d'hématies adultes, mais à noyau encore arrondi, bien limité et bien colorable. Au delà, cette majorité atteint l'état sénile, mais on retrouve toujours un grand nombre de formes jeunes. Ainsi sur plusieurs embryons de 25 à 30 millimètres, examiné dans l'eau salée ou après fixation par l'acide osmique concentré, le sang général a montré les éléments suivants. Des hématies vieilles, aplaties, ovalaires ou arrondies, de taille variable, les plus petites n'atteignant pas 20 μ dans leur grand diamètre, les plus grandes allant jusqu'à 35. Leur corps bien imprégné d'hémoglobine, paraît criblé de ces petites gouttelettes réfringentes incolores déjà signalées, qui leur donnent l'aspect d'une feuille de millepertuis vue par transparence (dans les deux genres de préparations). De plus petites, les unes ovalaires, les autres mesurant quelquefois 15 μ à peine, globuleuses, et partant très foncées, à noyau petit et très nettement limité, qui me paraissent des hématies adultes, les plus petites provenant d'une division par karyokinèse; dans certaines coupes notamment, les figures de division portant sur ces éléments étaient relativement abondantes, et quelques-unes montraient deux petites hématies globuleuses encore accolées. Enfin l'on trouvait, plus ou moins abondantes suivant les sujets, un troisième ordre d'hématies de toutes formes souvent très aplaties et allongées, mais reconnaissables à un corps assez épais, un peu grenu, moins coloré, plus réfringent, où apparaît moins facilement le noyau aussi bien limité que celui des dernières, mais plus gros. Ce ne peut être, d'après ces caractères, que des hématies jeunes nouvellement formées. Parmi elles, on retrouve toujours, aussi bien après fixation par l'acide osmique que sur le vivant, un certain nombre de formes étirées en longues pointes à une extrémité de leur grand diamètre, plus rarement aux deux; des images analogues ont été signalées par Bizzozero, Phisalix, etc., elles ne paraissent dues qu'à une grande malléabilité jointe à un certain défaut d'élasticité, qui caractériseraient ces formes jeunes; souvent il arrive que deux de ces globules sont unis par leurs pointes fines, ou en forme d'haltère, il est probable que ce sont des éléments en train de se diviser et qui, grâce aux propriétés spéciales de leur corps cellulaire à cet âge, se laisseraient étirer; mais je suis loin d'admettre que toutes les formes étirées proviennent de divisions. J'ajouterai enfin qu'outre ces hématies nouvelles, étirées ou non, on trouve un très petit nombre de ces cellules délicates généralement colorées d'une teinte jaune, qui m'ont paru correspondre aux hématoblastes; dans l'eau salée elles se gonflent très rapidement (fig. 11 et 12. Pl. XIII).

voit encore qu'exceptionnellement isolées dans la profondeur du tissu [1]; à 42 millimètres elles étaient encore rares. Sur deux embryons de 67 et 85 millimètres, où la circulation artérielle commençait à s'établir, elles devenaient beaucoup plus abondantes, et formaient des îlots de pulpe rouge remplissant des espaces plus ou moins larges du réseau et marbrant les coupes, après l'action du picro-carmin, de taches très irrégulières jaune sale (pulpe rouge), tranchant sur le fond rosé (pulpe blanche).

Pourtant, cette invasion du sang reste longtemps fort limitée, et, sur des fœtus de 18 à 20 centimètres, on est frappé du nombre relativement petit d'hématies que contiennent les coupes, comparées à celles faites chez l'adulte. Elles sont généralement en petits amas mal limités, isolés au milieu de vastes territoires de pulpe blanche, particulièrement au voisinage des terminaisons vasculaires où les mailles du réseau sont plus larges et se dégagent plus facilement. On les voit en une file unique dans les capillaires centraux des manchons terminaux; au delà, cette file se continue avec les îlots irréguliers signalés; quelquefois même, à travers les mailles et au delà de la terminaison artérielle, une traînée tortueuse irrégulière d'hématies, par 2 ou par 3, fait suite à la file unique, jusqu'à la terminaison veineuse la plus voisine, sans se mêler à la pulpe blanche limitante; ce qui montre bien qu'à travers le réseau le sang peut suivre des trajets bien déterminés quoique non limités par une paroi propre, et met en garde contre l'interprétation de certaines injections qui pourraient faire croire à la présence de vaisseaux communiquants entre les artères et les veines. Plus tard, chez l'adulte, les îlots sanguins deviennent plus larges, la plus grande partie du réseau se laisse envahir plus ou moins par les hématies et la pulpe blanche pure se trouve réduite à une couche épaisse, mais sans limites précises, autour des vaisseaux d'un certain calibre, des artères surtout, et leur formant en apparence des sortes de larges gaines. Si dans la rate des Sélacéens l'on veut chercher quelque chose d'analogue aux amas de pulpe blanche, d'ailleurs mal limités aussi, qui forment chez les Vertébrés supérieurs les corpuscules de Malpighi et les gaines artérielles, c'est dans la pulpe blanche ainsi réduite qu'on le trouvera. Il est inté-

1. Ce sont du reste des hématies vieilles venues par les veines (la circulation artérielle n'est pas encore établie); celles, encore rares, qui commencent à se former dans la rate paraissent en sortir à l'état d'hématoblastes à peine colorés.

ressant de voir le réticulum splénique, d'abord plein d'éléments formateurs du sang, se vider ainsi peu à peu, et les zones de tissu régénérateur, d'ailleurs très variables en richesse suivant les sujets, diminuer et rester naturellement cantonnées autour des troncs artériels, c'est-à-dire dans les points de ce vaste sinus cloisonné les plus reculés et les plus soustraits à l'influence des courants sanguins.

B. — *Éléments de soutien : réticulum.* — Les éléments libres, qui sont pour ainsi dire les éléments nobles de la rate, et les plus importants au point de vue fonctionnel, arrivent presque immédiatement chez de tout jeunes embryons à leur état définitif (noyau d'origine); mais ce ne sont, à vrai dire, que des formes embryonnaires mises en réserve, et dont l'évolution continuera seulement au moment où elles quitteront l'organe. Il en est tout autrement des éléments secondaires de charpente et de soutien, qui constituent le réticulum splénique. Ceux-ci, par une série de lentes modifications encore inachevées à l'époque de la naissance, s'éloignent de leur état primitif jusqu'à n'être plus reconnaissables chez l'adulte, et arrivent, comme beaucoup d'éléments très spécialisés, à perdre leurs caractères cellulaires.

Nous avons assisté à la première formation du réticulum, et vu que ce n'est en définitive que le réticulum du mésenchyme légèrement modifié par la transformation d'une partie très notable de ses éléments en éléments libres. Après cette période de prolifération les mailles se reforment peu à peu (embryons de 27 à 35 millimètres) et apparaissent d'autant plus nettes que les éléments libres s'en séparent davantage pour revêtir en majeure partie les caractères de noyaux d'origine. A ce moment, le réseau est difficile à étudier sur les coupes, mais au voisinage des origines veineuses, là où il est surtout dégagé, on peut déjà remarquer que les cellules qui le constituent sont unies par des prolongements extrêmement délicats et ramifiés. Sur un embryon de 37 millimètres, après traitement par le liquide de Muller, j'ai déjà pu par la dissociation en dégager quelques fragments; il paraît formé de lamelles et de filaments ramifiés et intriqués en tous sens, variqueux, sans bords nets, aux points d'entrecroisement desquels on trouve très fréquemment un renflement contenant un noyau. Sur un autre de 46 millimètres, les travées étaient déjà un peu moins délicates, et en certains points, sur le bord des fragments ou isolées, on apercevait des cellules

dont j'ai pu figurer plusieurs. On voit en *cr* (fig. 11, Pl. XII) l'une de ces cellules donnant assez bien l'idée de cette ramification excessivement riche et fine qui pourrait les faire rapprocher des cellules araignées; pourtant, là comme sur les voisines moins intactes, on remarquera que les expansions sont surtout lamelleuses, parcourues par des crêtes d'empreintes saillantes (*cr'*).

Mais c'est seulement sur des coupes faites après un séjour d'au moins 15 jours dans le liquide de Muller, et secouées dans un tube à essai à demi rempli d'eau, qu'on parvient à isoler des portions de ce réseau et à en prendre une idée plus nette. Cette préparation est déjà praticable sur de petits fœtus de 9 à 10 centimètres, qui montrent en places les cellules précédentes reliées par leurs prolongements; pourtant prenons de suite des fœtus de 15 centimètres où la chose est plus facile à voir, et où l'aspect général commence à se modifier.

Les figures 4 et 5, Pl. XII, montrent des portions de réseau provenant d'un de ces fœtus et dessinées à l'aide d'excellents objectifs à immersion (Zeiss et Verick). Il se présente comme formé de cellules anastomosées, ou plutôt comme une masse protoplasmique réticulée, spongieuse, où il est difficile de préciser la limite des éléments étroitement unis, assez analogue en un mot à celle qui forme à un certain moment le mésenchyme de l'expansion caudale chez la Truite. Les travées qui la constituent sont larges (jusqu'à 14 μ) et minces, ou prismatiques très irrégulières, creusées d'empreintes et réunies entre elles de la façon la plus imprévue; moins souvent, étroites, filiformes (jusqu'à moins de 1 μ). Elles circonscrivent des mailles de largeur excessivement variable (de moins de 10 μ jusqu'à plus de 30). Il n'y a pas de noyaux inclus dans tous les points nodaux, mais ils y sont très nombreux, rarement deux côte à côte, quelques-uns engagés dans une travée même qu'ils déforment un peu. Ils sont en général ovalaires et souvent aplatis, mesurant de 7 jusqu'à 15 μ dans leur grand diamètre, de 4 à 8 dans le petit, plus clairs que ceux des éléments libres. Le corps de la cellule, si l'on peut désigner ainsi les renflements qui contiennent ces noyaux, ne se distingue pas par la structure de ses prolongements lamelleux : il est formé de la même masse franchement granuleuse, les granules faisant quelquefois saillie à la surface. Pourtant, on peut déjà remarquer quelques-uns de ces prolongements, à bords plus nets, qui prennent un aspect plutôt

granulo-strié (t'), et semblent plus homogènes; à mesure qu'on se rapproche du noyau dont ils dépendent, cet aspect tend à disparaître. On parvient aussi dans les dissociations à isoler quelques cellules plus ou moins mutilées et analogues à celles que nous avons déjà vues (fig. 12, Pl. XII, *cr'*).

Sur des fœtus de 18 centimètres de long, cet aspect commence déjà à se modifier (fig. 17, Pl. XII). Sur d'assez larges espaces les mailles tendent à devenir plus régulières, les larges lamelles plus rares; il semble que beaucoup d'entre elles se dissocient en faisceaux divergents de travées filiformes. En même temps, elles deviennent plus homogènes et prennent souvent cet état granulo-strié que nous venons de rencontrer. De la division des travées résulte la multiplication des nœuds du réseau, et les noyaux n'augmentant pas en proportion, sont relativement plus rares.

Sur des fœtus très âgés, de 25 centimètres de longueur, et tout près de naître, ces transformations se sont fortement accentuées (fig. 8, Pl. XII). Les travées ont beaucoup gagné en homogénéité et en réfringence, l'aspect granuleux y a presque complètement disparu; elles affectent encore souvent des formes prismatiques, mais il n'y a plus guère de véritables lamelles. En général, le réseau plus solide se dégage mieux, est plus régulier, plus serré. Les noyaux y sont devenus rares; ils sont de forme plus allongée qu'à 15 centimètres, mais plus petits (en moyenne 6-11 μ de long sur 3-7 de large). Un certain nombre d'entre eux paraissent même en voie de dégénérescence, étranglés, anguleux avec un contour irrégulier, ils sont formés d'une masse très grossièrement granuleuse, quelquefois même fragmentée. Les nœuds qu'ils occupent perdent eux-mêmes l'aspect granuleux, comme les travées. Ils sont si peu nombreux qu'il devient tout à fait impossible de les considérer comme des centres de rayonnement d'où partent des prolongements et de découper par la pensée, le réseau en cellules ramifiées. On peut pourtant encore dans les dissociations isoler tant bien que mal quelques-uns de ces éléments d'aspect tout à fait sénile, surtout si on les compare aux plus jeunes (fig. 12, *cr*).

Chez l'adulte enfin, le réseau apparaît sur les coupes secouées comme une véritable dentelle dégagée de toute cellule sur de larges espaces (fig. 9, Pl. XII). Il est plus régulier, plus solide, plus dense, plus homogène et d'une réfringence presque cristalline. Ses mailles sensiblement égales ont une largeur moyenne de 15 μ; elles

s'élargissent au voisinage des terminaisons vasculaires, se rétrécissent autour des troncs artériels. Les travées sont plus fines, de 1 à 3 μ de largeur environ, columnaires, régulièrement cylindriques ou un peu aplaties, et ne s'épanouissent plus guère en lamelles que par places, à leurs points d'intersection. Elles sont formées d'une substance presque homogène ou très vaguement granulo-striée. Les noyaux y sont devenus tout à fait exceptionnels, on ne les rencontre guère qu'au voisinage immédiat des terminaisons veineuses, entourés parfois d'une légère zone restée un peu granuleuse. Voici donc un réseau qui n'a plus rien de cellulaire en apparence, et dans lequel nous aurions peine à reconnaître celui de l'embryon si nous n'avions suivi pas à pas ses modifications.

En résumé, il est encore sur des fœtus de 10 à 15 centimètres, formé de cellules largement anastomosées ayant les caractères d'éléments jeunes, aptes à se multiplier [1]. Puis survient une période de dégénérescence cellulaire graduelle, se continuant chez l'adulte, dans laquelle les noyaux tendent à s'atrophier, les corps cellulaires à se transformer des extrémités jusqu'au centre, en une substance plus homogène et plus ferme qui constituera le réseau définitif, mais qui n'est pas constituée par de véritables fibres conjonctives. En même temps les travées se dédoublent, et cela paraît devenir, à partir d'un certain âge, le principal sinon le seul mode d'accroissement du tissu, sauf au voisinage des terminaisons vasculaires où le réseau conserve ses caractères cellulaires.

Ce développemeut n'a pas été, que je sache, suivi par d'autres que M. Phisalix auquel je reviendrai dans un instant. Mais la constitution du réseau splénique étant à peu près identique chez tous les Vertébrés, ce réseau a déjà été décrit souvent ailleurs comme formé de cellules modifiées.

Péremeschko (**52**) dit en propres termes qu'au moment où pour la première fois il put le distinguer chez l'embryon (porc, bœuf), il était formé par des cellules unies par leurs prolongements. M. Pouchet le décrit dans la rate des Sélaciens comme présentant de place en place dans les points nodaux, des noyaux qui paraissent contenus dans la substance lamineuse hyaline qui le constitue, être par conséquent des noyaux propres du réticulum. Billroth, Kölliker, Robin, His, Frey, admettent franchement sa constitution cellu-

1. Les noyaux y sont relativement plus nombreux vers 15 centimètres qu'avant; vers 40 millimètres, j'ai cru en voir un certain nombre en karyokinèse.

laire. Pour Kölliker notamment (30), il est formé de cellules étoilées, pouvant être considérées comme une variété des *faux épithéliums* (épithélium spurium, endothélium), *renfermant peu de cytoplasme, et pouvant, avec l'âge, perdre leurs noyaux pour constituer des réseaux de fibres pâles particulières, formées non d'une substance collagène comme les fibres ordinaires, mais d'une matière protéique.*

Pourtant, en présence de l'hésitation de beaucoup d'auteurs même récents qui ne se prononcent pas sur la constitution histologique du réticulum [1], ou qui, à l'exemple de W. Muller (49), le considèrent comme formé par une substance intercellulaire (voir page 389); en présence de l'opinion assez généralement répandue, surtout depuis les beaux travaux de M. Ranvier sur les ganglions lymphatiques, opinion d'après laquelle il serait constitué comme le tissu réticulé de ceux-ci, par de véritables fibres tapissées de place en place par des cellules plates, j'ai cherché à grouper autour des faits tirés de l'histogénie et qui me paraissent de premier ordre, quelques preuves tirées de l'étude du tissu adulte [2].

Tout d'abord, je ferai remarquer que M. Phisalix a observé dans le développement de la rate chez le même animal quelques faits qui semblent venir à l'appui de ceux décrits plus haut. Il y voit dès l'origine un réseau semblable à celui du mésoblaste environnant, et des cellules qui « présentent tout autour du noyau une zone protoplasmique granuleuse à bords irréguliers, dont les prolongements semblent se continuer avec les tractus hyalins qui forment la char-

1. Leydig (39); Hoffman, pour la rate des Amphibiens (29); Sokoloff (chez les Mammifères (65), etc.... Denys (13) admet que les travées sont formées d'une substance de soutien, revêtue d'un endothélium continu. Malinin (44), reprenant à peu près une vieille opinion de Fuehrer (20), comprend tout le tissu de la rate comme formé chez l'homme par ces fibres à noyau excentrique généralement considérées comme l'endothélium des veines, etc... Siredey (64), dans une thèse où l'on prend souvent la description classique du tissu splénique, décrit un tissu réticulé avec fibres et cellules plates; il en est de même enfin dans Cornil et Ranvier (*Anat. pathologique*, 10).

2. N'ayant étudié dans son développement que la rate, je me limite absolument à cet organe et ne prétends pas étendre cette description à l'ensemble du tissu réticulé. Il est fort probable au contraire que, toutes les fois qu'il se développe aux dépens de tissu conjonctif possédant déjà des fibres, il est constitué par des mailles véritablement fibrillaires. Il y aurait dans ces cas une simple accumulation et prolifération entre ces fibres de certaines variétés d'éléments lymphatiques, distendant les espaces d'abord virtuels laissés entre les faisceaux, comme le montre M. Renaut (61), d'après les travaux de Champeil, Chandelux et Larroque, sur la formation de tissu réticulé dans la marge de certains tubercules, et comme il paraît résulter aussi des observations de M. Phisalix (53) sur le développement de certaines rates de nouvelle formation (Mustèle), à rapprocher des résultats obtenus après splénectomie par Griffini et Tizzoni.

pente (p. 61) ». Pourtant il passe très rapidement sur la formation du réseau, et chez tous les Ichthyopsidés adultes il admet des « trabécules conjonctives » formées de lamelles, et quelquefois de fibres anastomosées; « les cellules propres qu'elles supportent » sont dispersées sur cette charpente.

Faisant un moment abstraction des arguments fournis par le développement, ne considérons que l'adulte. Autour des rares noyaux persistants, on trouve souvent, il est vrai, une zone granuleuse mal limitée (la zone respectée par la transformation graduelle du tissu); mais en beaucoup de points, on peut déjà constater à la simple observation, comme l'avait fait M. Pouchet, que ces noyaux paraissent situés dans l'épaisseur même du nœud ou de la travée, et non à leur surface. Après un temps convenable de macération dans le liquide de Muller, la plus légère agitation suffit pour chasser, sur le bord de coupes minces, toutes les cellules libres, les travées restent nues. Au contraire, les rares noyaux appartenant en propre au réseau ne se laissent chasser, soit par le secouage, soit par le pinceautage répétés, qu'en emportant tout entière la travée à laquelle ils appartiennent. On s'en assure facilement en pinceautant d'abord très légèrement une portion du réseau contenant des noyaux, et le dessinant, puis recommençant plusieurs fois, de plus en plus fort, et observant les changements produits, jusqu'à ce que le tout soit en lambeaux. Mais, le liquide de Muller ayant acquis depuis quelque temps une assez mauvaise réputation, quoique excellent pour certains genres de préparations, prenons l'animal vivant, lions l'artère splénique, puis, après avoir ouvert la veine et aidé par de légères pressions la rate à se vider le plus possible de sang, injectons de l'acide osmique au centième jusqu'à la gonfler, et lions les deux vaisseaux. Après achèvement de durcissement dans l'alcool, sur les portions de coupes naturellement dégagées par l'injection, comme sur celles secouées après quelque séjour dans l'alcool au tiers, les noyaux propres du réseau apparaissent, ni plus ni moins nombreux qu'après le premier mode de traitement [1]. Enfin, fort heureusement, il se trouve d'autres Squales chez lesquels ces noyaux sont beaucoup plus abondants. Ainsi, chez le Carcharias (fig. 10, Pl. XII), les mêmes modes de préparation, dans les mêmes conditions, en montrent presque à tous les points nodaux,

1. On obtient également de fort bons résultats par l'acide picrique, puis l'alcool au tiers, coupe à main levée, pinceautage ou secouage.

et l'aspect général du tissu se rapproche considérablement à ce point de vue de celui des fœtus d'Acanthias de 15 à 18 centimètres. Le réticulum y apparaît nettement cellulaire.

Il est également facile de se convaincre que les travées ne sont pas de véritables fibres conjonctives. Nous verrons, en étudiant la capsule, qu'on peut obtenir des réactions colorées différentes; il faut ajouter qu'elles se gonflent peu ou point sous l'action de l'acide acétique et de la potasse et ne se dissolvent qu'à la longue dans ce dernier réactif. En outre, leur aspect spécial homogène vaguement granulo-strié a frappé presque tous les observateurs [1]; sur les coupes, les plus larges même présentent presque toujours, au point où elles ont été atteintes par le rasoir, une section nette ou une cassure, tandis que les fibres sont dissociées en un faisceau de très fines fibrilles.

Enfin, il est une réaction bien caractéristique du tissu de fibres conjonctives, c'est la production de gélatine par la coction aux dépens de la matière collagène qui le constitue. Or cette réaction ne peut s'obtenir avec le tissu splénique, et grâce à l'absence presque complète du réseau trabéculaire grossier qui existe si abondant chez les Mammifères, l'essai peut être fait sur les Sélaciens dans des conditions particulièrement favorables. Une rate de Raie est lavée par une injection artérielle d'eau, continuée jusqu'à ce que le liquide ressorte incolore par les veines; la capsule est ensuite enlevée avec soin ainsi que les plus gros vaisseaux; l'organe est coupé en fragments qui sont encore malaxés sous l'eau; l'examen microscopique montre que le tissu est alors presque entièrement dégagé d'éléments libres, qu'il n'y reste plus que le réticulum et les petits vaisseaux. Les fragments sont épongés au papier à filtrer, mis à sécher à l'étuve. Le résidu sec est pesé et introduit dans des tubes à essai dans une petite quantité d'eau [2], comparativement à des poids égaux de la capsule traitée de même. Le tout est porté à l'autoclave pendant 15 à 20 minutes, à 110 degrés. Après refroidissement, dans les tubes contenant de la capsule les fragments sont réduits à des brides blanchâtres, la masse est prise en gelée assez solide pour qu'on puisse impunément retourner le tube; dans ceux qui contiennent du tissu splénique, les fragments sont brunis, dimi-

1. Autant ces petits détails sont difficiles à constater chez les vertébrés supérieurs, autant ils sont nets ici vu la grosseur des éléments.

2. 2 décigrammes d'extrait sec par 2 centimètres cubes d'eau.

nués seulement de volume, au milieu d'un liquide jaunâtre parfaitement mobile. Le contenu des premiers tubes, décanté et filtré, donne avec l'alcool un précipité abondant de gélatine étiré en flocons et entièrement soluble dans l'eau; celui des seconds, un léger louche[1]. Pas de précipité par l'acide acétique. L'addition même de quelques gouttes de potasse n'a pu dissoudre complètement les fragments de Rate, tandis que la capsule a disparu. L'opération répétée plusieurs fois dans des conditions analogues a donné les mêmes résultats, notamment avec une rate de Torpille, et en prenant pour témoins des morceaux de mésentère.

Si ces observations pouvaient laisser quelques doutes, l'étude du développement de la capsule viendrait les dissiper.

C. — *Capsule.* — La capsule chez l'adulte est formée de l'endothélium péritonéal et d'une membrane conjonctive sous-jacente parcourue par un lacis de fibres élastiques. Longtemps, chez l'embryon, le premier existe seul. Pour la première fois, sur un embryon de 67 millimètres, je l'ai vu nettement, séparé du réseau par une simple ligne sombre plus colorée sur les coupes. Cette ligne augmente d'épaisseur, et sur les fœtus de 15 centimètres après coloration au picro-carmin, apparaît comme une bande de 2 à 2 1/2 μ de largeur, vaguement striée en long par places, plus fortement colorée que le reste du tissu et d'un rose vif caractéristique : c'est l'ébauche de la membrane fibreuse. Le réseau est un peu modifié au contact, plus serré et à travées courtes et épaisses, qui viennent s'appliquer en lames minces contre la surface interne de la capsule qu'elles tapissent complètement et dont il est facile de les distinguer (fig. 6, Pl. XII).

C'est surtout sur les fœtus près de naître que son étude est intéressante. On peut alors, avec la pince, en détacher des lambeaux pour examiner à plat après coloration. On entraîne généralement en même temps la couche superficielle du réseau; pourtant il est des points, sur les bords, où la membrane conjonctive se présente bien isolée et du réseau et de l'endothélium. C'est une membrane fine, continue, formée d'une substance amorphe avec quelques vagues stries et granules, très légèrement colorée. Elle est

1. Imputable probablement aux fibres de la gaine des vaisseaux; en laissant reposer, il finit par se former aussi une certaine quantité d'un véritable précipité pulvérulent également soluble.

parcourue par un réseau lâche de longues fibres d'un beau rose, larges de 1 à 3 μ en moyenne, flexueuses, s'accolant et se séparant alternativement, se bifurquant même et paraissant envoyer de petites branches pâles à peine visibles, qui se perdent en s'entre-croisant dans la membrane amorphe interposée; celles-ci sont probablement des fibres en voie de développement, car la capsule n'a pas atteint son épaisseur définitive.

A côté de ces points, il en est d'autres où la couche tout à fait superficielle du réseau est restée accolée à la membrane; elle est formée de larges et minces lames cellulaires anastomosées, non modifiées comme dans le centre de l'organe, restées granuleuses, jaunâtres sous l'action du picro-carmin, avec de larges noyaux rouges aplatis, de 10 à 15 μ dans leur grand diamètre. Quelquefois, en faisant varier la vis, on croit voir des fibres roses se détachant de la membrane capsulaire pour monter dans un plan plus superficiel (observation par la face interne) à la surface de ces lamelles. Mais sur ce point les coupes donnent des résultats beaucoup plus précis. Elles montrent (fig. 13 et 14, Pl. XII) qu'en effet au voisinage immédiat de la capsule le réseau s'est à peine transformé, a conservé ses caractères embryonnaires, un aspect encore granuleux, et que les noyaux y sont restés très abondants. Il est d'autant plus facile d'en distinguer les fibres conjonctives à leur homogénéité plus grande, à une légère striation longitudinale, et surtout à leur réaction colorée. En effet, la coupe qui a fourni le dessin ayant fait un séjour un peu prolongé dans l'acide chromique, puis dans le picro-carmin, noyaux et travées sont restés rebelles à toute coloration autre qu'une teinte jaunâtre, tandis que les fibres vivement colorées en rose tranchent sur le fond de la préparation. De la capsule proprement dite, toujours très mince et représentée par une seule assise de fibres, on voit partir généralement une deuxième assise discontinue, accolée à la ligne de travées qui limite en dedans la première maille du réseau; et même (surtout vers le fond des incisures, où la figure 14 a été prise), des fibres plus fines qui tendent à s'enfoncer un peu plus dans l'intérieur du tissu, toujours accolées à la surface des travées sur lesquelles leurs extrémités pâlissent et finissent par disparaître.

A un faible grossissement (fig. 16, Pl. XII), on voit les mêmes images dans la capsule réfléchie à la surface des gros vaisseaux pour leur constituer une gaine adventice, mais le reste du tissu en est

absolument privé, sauf entre la capsule et les vaisseaux peu éloignés quelques fibres d'union, seuls représentants du réseau trabéculaire grossier des Mammifères [1].

Chez l'adulte, les choses sont moins nettes, parce que jusqu'au voisinage même de la capsule, le réseau a perdu ses noyaux et ses caractères primitifs pour prendre l'aspect réfringent et granulo-strié; aussi les réactions colorées sont-elles beaucoup moins accentuées. Pourtant, on voit encore par places comme le montre la figure 15, Pl. XII, des fibres ayant envahi et élargi les travées au voisinage de la capsule et des vaisseaux, mais encore distinctes de la substance propre de celles-ci. La capsule est alors mal limitée intérieurement, épaisse de 30 à 35 μ et formée, outre un réseau élastique peu riche dont je n'ai pas suivi le développement, de gros faisceaux conjonctifs serrés, flexueux, dirigés dans le même sens, et répartis en 2 à 4 plans plus ou moins distincts, entre lesquels on voit quelquefois encore, vers la face interne, des mailles aplaties de réseau. Il semble que, suivant la même marche que précédemment, les fibres ont successivement envahi les 2 à 4 premières rangées de travées, à partir de la surface. Le réseau, plus ou moins masqué, se continue donc dans l'épaisseur de la capsule, il y est moins modifié qu'ailleurs, un peu plus granuleux et conserve des noyaux; il y représente, en un mot, les cellules propres de la membrane conjonctive. M. Phisalix y a déjà signalé la présence d'un réseau distinct des grosses fibres et continu avec celui de la pulpe qu'il croit fibrillaire. On le met encore mieux en évidence en traitant par la potasse à 40 des coupes secouées [2]. On voit alors les fibres devenir complètement transparentes et se gonfler, puis se dissoudre, tandis que le réseau interposé devient seulement granuleux et apparaît en continuité avec celui de la pulpe qui se granule légèrement aussi et se rétracte, mais ne se dissout qu'à la longue; les fibres élastiques persistent seules.

Rapprochant ces observations des précédentes, on est amené à conclure que le réticulum de la Rate est bien uniquement formé par des cellules modifiées dont le cytoplasme s'est affermi et peut

1. Sur la Raie adulte, j'ai trouvé en certains points, s'insérant au fond d'incisures quelques-unes de ces trabécules, traversant la rate de part en part dans son épaisseur.

2. Légère fixation par l'alcool, coupe à main levée sans inclusion, extension avec soin par demi-dessiccation avant d'ajouter la lamelle, de façon à déplisser les mailles du réseau, observation d'abord dans l'eau, puis addition d'une goutte de potasse.

être chimiquement transformé; il garde pourtant à peu près ses caractères primitifs, comme nous allons le voir, au voisinage des terminaissons vasculaires, et dans la capsule. Pendant sa transformation, une enveloppe formée de matière conjonctive amorphe, puis de fibres, s'est différenciée à la surface de l'organe en dehors de la couche la plus superficielle du réseau; de là ces fibres se sont répandues à la surface des travées les plus extérieures, accroissant ainsi l'épaisseur de la capsule aux dépens d'une partie du réseau; augmentant de volume et de nombre, elles finissent par le masquer plus ou moins complètement dans l'enveloppe de l'organe. En même temps que ces fibres se développent vers l'intérieur, le réticulum de la pulpe, achevant de se transformer, et augmentant de réfringence et d'homogénéité, en devient, à la limite, de moins en moins distinct, de sorte qu'il est difficile de déterminer jusqu'à quel point pénètrent les fibres; mais les réactions particulières du réticulum et notamment ce fait capital qu'il ne donne pas de gélatine par coction, permettent d'affirmer qu'elles n'envahissent pas chez l'adulte la masse du réseau. La substance propre des travées serait d'ailleurs plutôt comparable par son aspect, soit à celle des endothéliums, soit à la substance interfasciculaire amorphe des membranes; et, de même que nous avons vu dans la capsule primitive l'extrémité des fibres en voie de développement se perdre dans cette substance, de même l'extrémité des fibres pénétrantes peut finir par se perdre dans la substance des travées [1].

Les modifications de l'*épithélium péritonéal* nous arrêteront très peu. Chez quelques espèces (Carcharias, Torpille), il reste cylindrique comme nous l'avons laissé chez l'embryon de 30 millimètres. Chez l'Acanthias, il diminue de hauteur, et déjà sur les fœtus (fig. 3, Pl. XIII) on peut en détacher des lambeaux formés d'une

1. Dans son récent *Traité d'Anatomie humaine*, Gegenbaur admet que les fibres du tissu conjonctif proviennent en majeure partie de la différenciation d'une substance fondamentale intercellulaire gélatineuse, mais en partie aussi du protoplasma des cellules : tissu réticulé. Robin étendait ce procédé de formation à toutes les fibres conjonctives. On voit que, même dans le tissu réticulé de la rate, il n'y aurait pas de fibres provenant du protoplasma cellulaire, car on ne peut donner aux travées le nom de fibres vu la différence de leurs réactions; dans le tissu fibreux de la capsule où il en existe de véritables, elles se forment en dehors des cellules. Peut-être même est-ce à l'absence entre les cellules d'une substance fondamentale remplacée ici par le sang qu'il faut attribuer l'impossibilité d'un développement de fibres dans cette variété de tissu conjonctif, car celles qui y pénètrent sur les bords ne sont que les prolongements de celles de la capsule formées à l'origine immédiatement au-dessous de la couche endothéliale et au milieu de l'enveloppe mince amorphe primitive.

assise unique de cellules en pavé un peu aplaties, assez régulièrement polygonales ou allongées suivant les régions, de 20 à 25 μ de largeur, 6 à 10 de hauteur, avec un gros noyau ovoïde de 12 à 15 μ dans son grand diamètre, et quelques larges vacuoles. A partir de la première apparition de la capsule (vers 60 millimètres), il est très nettement séparé du tissu sous-jacent. Mais jusque vers cette époque, comme chez l'embryon plus jeune, sa limite n'est pas partout d'une grande précision, et il faut signaler quelques apparences décrites déjà par M. Phisalix, mais que je suis obligé d'interpréter d'une façon toute différente.

Pour la première fois sur des embryons de 30 à 32 millimètres de largeur, on aperçoit que, par places, la couche endothéliale formée ailleurs de cellules cylindriques ou cubiques sur un seul rang, présente des épaississements pleins, arrondis ou taillés en coins, qui s'enfoncent vers l'intérieur du tissu ; on les retrouve sur une série de coupes successives, ce sont les *sections* transversales de crêtes longitudinales d'une certaine longueur. Grâce à leur disposition, souvent aussi à la façon oblique dont elles sont coupées, il est évident que leur limite est encore souvent plus indécise que celle des portions voisines d'endothélium. Ces invaginations pleines deviennent plus saillantes et plus marquées aux stades ultérieurs; elles siègent presque exclusivement sur la face ventrale de la rate. Sur les embryons de 40 et 42 millimètres apparaît à la surface extérieure des plus marquées, plane jusque-là, une légère dépression en coup d'ongle, qui s'agrandit en fente, séparant l'épithélium en 2 lames, et créant à la surface ventrale de la rate une série de petites incisures ou crevasses longitudinales généralement étroites, taillées à pic, qui ne dépassaient pas 60 à 70 μ de profondeur sur un embryon de 67 millimètres, et dont la paroi épithéliale était à ce moment parfaitement limitée du tissu sous-jacent. Ces incisures s'aperçoivent facilement à la loupe à la surface de l'organe sur les fœtus de 8 à 9 centimètres et deviennent de plus en plus profondes et nombreuses (fœtus de 15 cent. ; fig. 11, Pl. I). Elles sont en général moins abondantes chez l'adulte. Je ne puis les considérer que comme une tendance à la division de la rate en lobules, tendance qui s'arrête bien vite chez l'Acanthias, mais qui s'accentue par exemple dans un genre voisin (Galeus), où les incisures se transforment chez l'adulte en profonds sillons. (De même chez la Mustèle.) Chez le Lamna, une partie de l'organe reste ainsi sillonnée, incomplètement divisée

en lobules, tandis que plus loin les sillons plus accentués isolent autant de petites rates, reliées par de légers ponts de susbtance ou indépendantes. Chez le Carcharias, l'organe est ainsi formé de plus de 1 500 petites rates sphériques ou ovoïdes.

Pour M. Phisalix, par suite de ce processus d'invagination, sur les embryons de 30 à 35 millimètres, il se forme dans la masse de l'organe des canaux limités par une paroi délicate avec des noyaux endothéliaux allongés. Ces canaux « deviennent des lacunes de la pulpe et sont destinés à se transformer en veines qui entrent rapidement en communication avec les gros troncs primitifs provenant de la veine intestinale ». Je n'ai jamais pu constater cette transformation qui n'est d'ailleurs pas décrite avec de plus grands détails; je reconnais pourtant que la mauvaise limitation de l'épithélium peut expliquer jusqu'à un certain point cette interprétation. J'ajouterai que si les veines se multiplient beaucoup en effet à cette époque, le tissu de la rate est, comme je l'ai montré, sillonné de veinules dans toute son épaisseur bien avant ces invaginations, et l'on comprendrait difficilement qu'un mode de développement si spécial fût nécessaire pour compléter leur réseau.

D. — *Veines*. — Leur développement ultérieur offre quelques faits intéressants. Nous les avons laissées à l'état de simples lacunes creusées entre les cellules serrées de l'éminence splénique (embryon de 27 millimètres), cellules dont l'assise la plus interne revêt, seulement sur les grosses branches, l'aspect endothélial, se confondant graduellement plus loin avec les autres assises. On voit bientôt, sur l'embryon plus âgé (30 à 42 millimètres), cette différenciation s'étendre à des branches plus petites, en même temps le tissu environnant se desserrer pour prendre l'aspect réticulé, de sorte que les veinules terminales paraissent comme de simples canaux sans paroi propre creusés au milieu de ce réseau, en continuité à l'extrémité avec ses mailles, et remplis par les hématies.

Ces terminaisons veineuses caractéristiques et spéciales à la rate varient peu dans le cours du développement; du reste, on ne peut bien les étudier qu'à partir du moment où les coupes peuvent être secouées; aussi pour élucider quelques particularités de structure, est-il préférable de rappeler d'abord leur constitution chez l'adulte. Elles ont déjà été décrites par M. Pouchet, puis par M. Phisalix, mais j'insisterai sur quelques détails.

Les veines se distinguent par leur abondance, leur largeur et la minceur de leur paroi. Les branches terminales, tortueuses, irrégulières, mesurent 30 à 40 μ de largeur; elles sont très courtes, mais très nombreuses, elles ne portent que quelques rameaux latéraux encore plus courts qui s'en détachent à angle droit, et, comme elles, s'ouvrent à plein canal dans le réseau. On voit, en effet, leur paroi présenter des orifices d'abord petits, « espacés, puis de plus en plus rapprochés qui se confondent finalement avec le réticulum ». (Pouchet, 56.) La figure 1 (Pl. XIII) montre cette disposition chez l'Ange, sur une veinule coupée très obliquement à son extrémité.

Sur les branches d'un certain calibre, on peut reconnaître : une tunique interne formée par un endothélium à cellules polygonales irrégulières ou un peu allongées transversalement et d'une mince couche conjonctive, une tunique externe qui contient, mêlées à une partie condensée du réseau, une certaine quantité de fibres lisses à direction transversale surtout, et des faisceaux conjonctifs. La structure des veinules terminales est beaucoup plus simple, leur paroi est réduite à la tunique interne amincie; sur des coupes transversales fines, on n'y distingue que deux assises de cellules, les internes très aplaties et à noyau légèrement saillant représentent l'endothélium; les externes un peu plus épaisses, sont étroitement unies, paraissent même confondues, de façon à former une gaine complète, tandis que par leurs prolongements extérieurs, qui prennent rapidement l'aspect granulo-strié, elles contribuent à la formation du réseau. Vue latéralement, la paroi apparaît en ces points comme une lame continue un peu granuleuse parsemée de noyaux. Un peu plus loin, les trous apparaissant entre ces noyaux, la découpent en cellules plates d'abord très largement anastomosées, puis de plus en plus distinctes, comme le montre (fig. 4, Pl. XIII) la coupe tangentielle d'un des ramuscules latéraux d'une branche terminale. Enfin, plus loin encore, et en des points (sur l'Acanthias au moins) où l'on peut encore reconnaître souvent un conduit cylindrique ajouré, ménagé au milieu du réseau (*c*), les noyaux ont disparu, et les travées constitutives ne se distinguent pas des voisines par leur composition.

En un mot, il y a continuité absolue du réseau avec la couche conjonctive sous-endothéliale de la gaine interne, qui paraît simplement formée par la couche limite des cellules de ce réseau plus

ou moins confondues entre elles. Quant à l'endothélium, pas plus que M. Phisalix, je n'ai pu le suivre jusque sur les travées du réseau.

L'examen des fœtus ajoutera peu de chose à cette description, mais en fournira la vérification. Ainsi, sur des fœtus de 24 centimètres, l'état des terminaisons est déjà le même, mais les cellules formant gaine sont plus épaisses et tranchent davantage sur le tissu environnant. La figure 5, Pl. XIII, représente une veinule en coupe transversale, et montre l'arrangement de ces éléments, tapissés intérieurement par une cellule endothéliale à demi détachée. Autour des terminaisons persistent des portions de réseau peu ou point modifié.

Le fœtus de 15 centimètres est plus intéressant. Le réseau étant encore nettement cellulaire dans toute son étendue, la continuité de ses cellules avec celles de la gaine y est encore plus évidente. La distinction est si peu accusée, que les veinules sont d'abord assez difficiles à reconnaître ; et, sur de longs trajets, elles se présentent simplement comme des portions de réseau canalisées, formées de cellules plus larges et plus largement unies, orientées autour d'une lumière vasculaire tortueuse.

J'ai montré (chez la Truite surtout) que, tout à l'origine du développement, les cellules du réseau étaient en continuité avec l'endothélium constituant alors uniquement la paroi des veines, comme celles de tous les vaisseaux embryonnaires. Il semble donc qu'il y ait quelque contradiction, quand ici je montre la continuité du réseau avec la couche sous-endothéliale. Cette contradiction n'est qu'apparente, il y a en réalité continuité avec l'une et l'autre assise. En effet, l'assise cellulaire unique primitive était encore quelque peu indifférente, et, là comme sur les autres vaisseaux en formation dans le mésenchyme, elle se comportait, il est vrai, comme un endothélium (par sa face interne), mais aussi comme une gaine conjonctive, ses cellules se continuant avec celles du réseau primitif de mésenchyme non seulement à l'extrémité du vaisseau, mais sur tout son pourtour, et leurs prolongements extérieurs s'anastomosant aux éléments voisins pour concourir à la formation du réticulum. Or, maintenant qu'il y a deux assises de cellules dans la paroi, les plus internes seules jouent le rôle d'endothélium, les plus externes seules concourent par leurs prolongements extérieurs à la formation du réseau : on ne peut considérer cette disposition que comme un résultat du dédoublement de la paroi primitive.

E. — *Artères.* — Les artères n'offrent de caractéristique que leurs terminaisons. Aux troncs de quelque importance on reconnaît facilement chez l'adulte trois tuniques : une interne fibro-élastique, une moyenne musculeuse, une adventice très épaisse formée par la réflexion de la capsule, constituée de même, et, comme elle, se confondant graduellement avec le réseau. Sur les artérioles terminales (20-25 μ de diamètre extérieur), l'adventice, d'abord réduite à quelques fibres mêlées aux travées, disparaît, la tunique moyenne n'est plus formée que d'une assise de fibres lisses circulaires. A l'artériole fait suite un véritable capillaire de même calibre (10 à 15 μ) et pouvant dépasser en longueur 5 dixièmes de millimètre, rectiligne ou légèrement tortueux, souvent bifurqué, qui finit par s'ouvrir brusquement dans une maille du réseau. Sa paroi est réduite à l'endothélium formé de cellules moins allongées que sur les artères, et qui, dans les imprégnations d'argent, paraît s'arrêter nettement au pourtour de l'ouverture (fig. 2, Pl. XIII). Mais, autour du capillaire, le tissu splénique se condense pour former les corps terminaux artériels découverts et décrits par M. Pouchet (**56**). Ces corps, cylindriques, épais (40 à 60 μ), de même longueur que le vaisseau contenu, sont bien limités extérieurement et facilement isolables. M. Phisalix a montré que le capillaire y est suspendu au milieu d'un espace central réticulé, comme dans un manchon. Comme le capillaire, le manchon terminal est bifurqué ou irrégulièrement ramifié. Chez des genres autres que l'Acanthias, il se présente sous une forme un peu différente; il est particulièrement remarquable chez le Carcharias, où il est ramifié assez richement en branches qui s'anastomosent entre elles, et constituent ainsi un véritable réseau capillaire dont tous les rameaux possèdent leur manchon (peu épais d'ailleurs). Il en résulte des corps terminaux en véritables buissons, qu'on peut isoler par macération dans l'acide acétique. Les corps terminaux paraissent tout d'abord formés par une substance granuleuse pleine de noyaux, et irréductible en éléments individualisés. M. Phisalix croit qu'ils sont simplement dus à une condensation du réticulum; le développement montrera combien est juste cette opinion; pourtant je dois ajouter que la couche la plus externe m'a toujours paru continue et formée de cellules absolument confondues. L'espace central, parfois très réduit, et les lacunes étroites qui le continuent dans l'épaisseur du manchon sont souvent masqués par l'accumulation de cellules arrondies chargées de

pigment ou de granules réfringents; on y trouve quelquefois même des hématies, entières ou fragmentées. Chez le Centrine humantin, l'espace central est remarquablement large et son aspect réticulé très net; il est en effet cloisonné par des cellules étoilées anastomosées à prolongements très ténus.

Nous avons vu, et l'on ne saurait trop insister sur ce point, que le développement des artères est très tardif. Alors que les veines existent dans l'organe depuis l'époque où l'on peut le distinguer (16 à 19 mm.), l'artère splénique ne se montre que comme un petit capillaire étroit sur les embryons de 25 millimètres; et à 30, 35 millimètres on la perd encore presque immédiatement à son entrée dans la rate. M. Phisalix a déjà pu l'injecter sur des embryons de 60 à 70 millimètres et a vu ses branches se ramifier en capillaires terminaux en voie de formation; la lumière du vaisseau ne s'ouvrirait « dans les lacunes de la pulpe que progressivement et probablement par suite de l'impulsion sanguine ». Sur un fœtus de 85 millimètres, j'ai vu les choses se passer d'une manière analogue. Les branches de moyen calibre avaient alors une largeur d'environ 30 μ et une paroi formée, outre l'endothélium, d'une couche de fibres lisses circulaires. De ces branches se détachaient à angle droit de petits troncules rameux encore assez rares, formés d'une simple paroi endothéliale à noyaux allongés saillants. Leur lumière, mesurant à peine 5 à 6 μ à l'origine, peut à grand'peine admettre une hématie dont la largeur est de 8 à 10 μ, et à condition qu'elle se déforme; aussi sont-ils très généralement vides. Ils se ramifient, et après un trajet de 60 à 80 μ se perdent en un bouquet de rameaux plus petits encore, *de 2 à 3 μ de largeur totale*, laissant à peine une étroite lumière entre les noyaux allongés de l'endothélium et disparaissant bientôt au milieu du tissu. Il est probable que beaucoup d'entre eux s'y terminent encore par une pointe d'accroissement pleine, mais je n'ai pu vérifier le fait; dans tous les cas, il est évident que ce sont des vaisseaux encore en voie de formation et ne pouvant admettre que le plasma sanguin; par conséquent, que, même à cet âge avancé, *il n'existe pas encore de circulation de globules du sang à travers la rate*. Ceux qu'on y trouve, déjà nombreux, sont contenus dans les veines si abondantes, plus rarement dans les mailles du réseau, et sont alors, ou formés dans ces mailles, ou venus des veines par reflux : en un mot *la rate est encore exclusivement une dépendance du système veineux au point de vue de la circulation.*

Sur les fœtus de 15 centimètres au contraire, on retrouve le réseau artériel bien développé et la circulation définitivement établie. A un premier examen, on n'aperçoit pas encore de corps terminaux. Pourtant, on finit par trouver en coupes transversale des sortes d'anneaux ou portions d'anneaux analogues à ceux qui limitent les terminaisons veineuses, et formés d'une simple assise de cellules plus larges et plus largement anastomosées que les voisines; ils entourent plus ou moins complètement, non pas un canal veineux, mais un espace réticulé à mailles plus étroites, et au milieu desquelles on voit la coupe d'un capillaire. Il existe donc autour de ceux-ci une simple tendance du réseau à la condensation, et la partie la plus condensée est à quelque distance autour du capillaire; ce sont là sans doute les premières ébauches des corps terminaux, où la disposition en manchon est déjà indiquée.

En effet, sur les fœtus de 18 centimètres, on les aperçoit sans peine à un faible grossissement, presque identiques à ceux de l'adulte et assez bien limités (fig. 6, Pl. XIII). La couche externe est formée de cellules si étroitement réunies qu'on n'y voit plus qu'une masse granuleuse parsemée de noyaux. En dedans, elles se continuent avec des éléments à prolongements minces et délicats formant des mailles étroites, et continus avec une très mince couche grenue de même substance qui entoure un capillaire central à paroi réfringente. En dehors, elles envoient de larges expansions encore granuleuses qui se relient au réseau; au voisinage immédiat d'ailleurs, celui-ci est encore peu modifié et contient de belles cellules. Il en résulte que le manchon paraît comme hérissé de larges épines rameuses. Dans la suite, ces prolongements atteints par la dégénérescence générale du réseau deviennent d'étroites travées, et la surface est plus régulièrement cylindrique. C'est ce qui arrive déjà sur les fœtus de 24 centimètres (fig. 7). L'espace central y reste large et net, mais plus tard, chez l'adulte, il diminue, la substance corticale s'accroît à ses dépens, et l'on y voit plusieurs rangées de noyaux appartenant à des cellules plus ou moins distinctes les unes des autres, sauf dans la couche périphérique.

L'examen des mêmes fœtus permet de faire quelques constatations intéressantes au point de vue du développement des tuniques artérielles, surtout sur les petites artères et les artères moyennes à un degré de développement peu avancé. Le réseau se condense autour du vaisseau, la maille ou les mailles les plus voisines sont

allongées dans sa direction et, comme nous l'avons vu, des fibres conjonctives apparaissent à la surface des travées comme dans la capsule. La couche la plus interne, restée bien nettement cellulaire et granuleuse, entoure immédiatement l'endothélium comme sur la veinule terminale. C'est entre les deux qu'apparaissent les fibres musculaires transversales, d'abord très larges (7 à 8 μ vers le milieu) à noyaux allongés, et formant partout à l'origine une seule assise. La couche cellulaire engainante du réseau se trouve ainsi séparée de l'endothéliale, mais elle continue à s'y insérer par de petits prolongements, faisant arceau au-dessus de chaque fibre lisse (détail déjà signalé par M. Phisalix chez l'adulte, mais encore plus net ici, fig. 8 et 9, Pl. XIII, *p*).

L'endothélium est formé sur le fœtus, de cellules fort allongées, de 80 jusqu'à 120 μ sur 5 à 6 de large, et donnant l'impression de véritables fibres musculaires, mais plus aplaties, elles prennent davantage le carmin, et ont un aspect moins homogène. M. Pouchet et M. Phisalix ont tous deux admis chez l'adulte une couche discontinue de fibres lisses longitudinales en dedans des fibres transversales; je n'ai pu retrouver cette couche. Souvent quelques longues cellules endothéliales restées en place dans un vaisseau en donnent l'impression; mais sur les coupes des artères fixées sur le vivant et encore remplies d'hématies, dont l'endothélium par conséquent ne pouvait être desquamé, je n'ai jamais aperçu, depuis les grosses branches artérielles jusqu'au capillaire terminal où elles sont moins longues et plus larges, qu'une assise unique bien distincte de ces éléments allongés, qui me paraissent devoir être considérés exclusivement comme endothéliaux.

Dans la gaine adventice des artères apparaissent de bonne heure de petits *troncs nerveux*, destinés sans doute à la tunique musculaire. On y trouve également localisés les *lymphatiques* profonds de l'organe. Robin, W. Müller, Phisalix, qui les ont injectés, ont montré combien peu développés sont ces vaisseaux dans la rate des Poissons, et combien il est douteux qu'ils entrent en rapport avec le tissu de la pulpe.

Quelques considérations sur la distribution des vaisseaux dans les différents genres de Sélaciens. — Avant de quitter les Sélaciens, il est utile de signaler quelques détails de la distribution générale des vaisseaux dans l'intérieur de la rate, en comparant entre eux les

différents genres; quelques-uns se distinguent en effet par des particularités remarquablement instructives, comme nous en avons déjà trouvé dans la structure histologique.

Nous avons déjà vu qu'en général la rate des Sélaciens avait une tendance à se diviser en lobules, et que cette tendance, très peu marquée dans les genres Acanthias, Centrina, Scyllium, Squatina, Raja, Torpedo, s'accusait par de profonds sillons et la présence plus fréquente de rates accessoires sur les bords, chez le Galeus, le Mustelus, pour aboutir à une division incomplète (Lamna, Oxyrhina) ou complète (Carcharias) [1] de la rate, en lobules absolument séparés, ou mieux, en autant de petites rates distinctes, ovoïdes ou sphériques de 2 à 10 millimètres de diamètre. Or, autant la distribution des vaisseaux paraît irrégulière là où l'organe est compact, autant elle est ordonnée et pour ainsi dire schématique dans ces petits organes séparés du Lamna ou du Carcharias.

Sur la toile épiploïque simple pendante à la grande courbure de l'estomac et continue avec le mésogastre, qui leur sert de soutien, on voit courir des artères anastomosées et un réseau veineux beaucoup plus riche encore. Les rates font saillie à son bord libre ou sur une de ses faces, souvent adhérentes par un point seulement. Elles sont comprises comme autant de petits kystes dans l'épaisseur même du mésogastre, dédoublé à leur niveau pour former leur capsule; le tissu splénique représenterait le contenu du kyste. Elles n'ont en réalité pas d'enveloppe propre distincte du péritoine. Au point d'adhérence de chacune pénètre, en général, une seule petite artère centrale qui se résout bientôt en un pinceau d'artérioles divergentes, aboutissant à des corps terminaux placés vers la périphérie de la rate. Tout autre est la distribution des veines; il peut en exister une à côté de l'artère, mais peu importante, tandis que, du réseau du mésogastre, partent au hile plusieurs troncs volumineux qui montent à la surface de l'organe entre le tissu splénique et la capsule (fig. 14, Pl. XIII, *v*), richement ramifiés, et, chez le Lamna au moins, anastomosés en un réseau si riche qu'il forme pour ainsi dire en dedans de cette capsule, une enveloppe vasculaire veineuse (fig. 10). De ces veines, de courts ramuscules pénètrent dans l'intérieur du tissu, où ils s'ouvrent bientôt en face des corps terminaux artériels. Autour de l'artère et de tous ses rameaux, comme je l'ai

1. Je ne cite que les genres que j'ai pu observer.

déjà indiqué, est ramassée la pulpe blanche pure, leur formant une sorte de très épaisse gaine mal limitée. La figure 14, Pl. XIII, représente ces particularités, elle est demi-schématique, mais c'est la reproduction presque exacte d'une coupe passant par le hile et heureusement dirigée. Il existe souvent chez le Lamna de plus grosses masses individualisées, adhérentes par une large base, bosselées, creusées de sillons et résultant évidemment de l'incomplète séparation de plusieurs lobules; outre les veines superficielles, on en trouve en effet un certain nombre d'autres qui traversent de part en part le gâteau de tissu splénique, viennent affleurer au fond des sillons, où elles se résolvent en des figures étoilées tout à fait analogues aux étoiles de Verheyen. Il semble donc qu'il faille considérer la rate des Sélaciens comme formée par un grand nombre de petits lobules ayant pour centre une artère pénicillée; lobules qui s'individualisent et se séparent complètement dans certains genres, tandis que dans les autres, ils se soudent et se confondent étroitement. Si l'on tient compte du développement tardif des artères, on sera conduit à supposer qu'à l'origine, l'organe est probablement toujours massif, et que chaque branche artérielle, en s'enfonçant dans l'intérieur du tissu, détermine autour d'elle un groupement des autres éléments, tandis que les incisures parties de la surface viennent séparer ces territoires lobulaires.

La distribution générale des vaisseaux est aussi en rapports étroits avec les formes si variées affectées par l'ensemble de la rate chez les différents genres, et peut servir à les ramener à un type commun. Il suffit de se rappeler que la rate se développe sur les veines et est dès l'origine desservie par deux troncs. Ces deux veines, anastomosées au centre de l'organe, commandent chacune à l'une de ses cornes (et y entrent généralement par l'extrémité), la pancréatico-splénique à la corne droite (queue de la rate chez l'embryon), logée entre la branche pylorique de l'estomac et l'intestin valvulé; la gastro-splénique à la corne gauche (extrémité antérieure de la rate chez l'embryon), accolée à la branche cardiaque large de l'estomac. On voit que ces deux cornes ou mieux les deux portions cardiaques et pylorique de rate dont elles représentent l'extrémité, peuvent : ou se souder en une masse commune, comme chez l'Acanthias, le Scyllium, ou bien être unies seulement par un pont de substance (Centrina), ou un chapelet de lobules isolés (Lamna, Oxyrhina). L'une des deux peut être beaucoup plus

considérable que l'autre, et c'est généralement la cardiaque (Centrina, Galeus, Mustelus, Lamna); quelquefois au contraire la pylorique (Carcharias). Les veines correspondantes sont naturellement dans le même rapport; le Carcharias se rapproche des Téléostéens par la prédominance de la pancréatico-splénique.

Résumé et Conclusions.

Cette étude contient un assez grand nombre de faits pour qu'il soit nécessaire de les résumer brièvement ici, en comparant les Sélaciens aux Téléostéens, et mettant en relief les points communs. Les deux animaux dont le développement a été suivi, la Truite et l'Acanthias, représentent chacun dans leur ordre, au point de vue surtout de la distribution des viscères, un type moyen presque idéal et peu modifié par des adaptations d'ordre secondaire. Leur comparaison est d'autant plus capable de fournir des conclusions applicables à la généralité des Poissons, et dans une certaine mesure (à déterminer par des recherches ultérieures) à la généralité des vertébrés.

Chez la Truite comme chez l'Acanthias, la *première ébauche de la rate* apparaît assez tardivement, comme tous les auteurs l'ont remarqué chez d'autres animaux, bien après le pancréas et le foie. et à une époque où l'estomac peut déjà, à un léger renflement ou à une différenciation de la paroi, être reconnu comme tel. Elle affecte dès l'origine des rapports étroits avec le pancréas; mais une connexion bien plus importante et non signalée jusqu'ici, est celle qui existe avec la veine primitive de l'intestin (voie de retour d'abord unique du sang pour toute la partie postérieure du corps, avec la veine sous-intestinale de Balfour, au point où elle se coude pour se diriger vers le foie en devenant veine porte. Chez la Truite, grâce probablement à l'existence d'un pancréas diffus qui ne vient pas s'interposer entre les deux, l'éminence splénique primitive ne fait qu'un avec la paroi même de la veine; chez l'Acanthias, ce rapport n'est que temporaire et limité à la partie postérieure, mais il existe, aussi étroit, avec un affluent branché sur la veine en ce point [1].

1. Ce rapport se retrouve du reste plus ou moins immédiat dans les autres classes de Vertébrés : très net chez la Grenouille, le Bombinator; visible tout à l'origine chez le Poulet, chez le Mouton, à condition de considérer les veines omphalo-mésentériques comme de simples branches de la veine porte.

Quant aux *connexions avec le mésentère*, sur lesquelles les auteurs divergent un peu, on s'en rend facilement compte en suivant la formation de celui-ci. Il existe à l'origine un mésentère primitif court et mince, s'insérant sur la paroi mésodermique primitive de l'intestin, qui est renflée au côté dorsal et contient dans son épaisseur le pancréas. La rate se développe également dans ce renflement, immédiatement au côté gauche de l'insertion intestinale du mésentère. Les choses restent dans cet état chez les Dipnéens (Protoptère). Mais, chez le Téléostéen comme chez le Sélacien, il se forme de très bonne heure une invagination péritonéale, qui, s'enfonçant d'avant en arrière entre le pancréas d'une part et l'estomac de l'autre, et paraissant en relation avec la formation de la courbure stomacale, représente l'arrière-cavité des épiploons des Vertébrés supérieurs; ici, par suite de ruptures secondaires, la poche ainsi formée se trouve très largement ouverte par tout un côté. Par suite de cette invagination, l'épaississement mésodermique dorsal de l'intestin, signalé dans la région de l'estomac et du duodénum, se trouve partagé en deux lames qui vont s'aplatissant, et dont l'une, faisant plus directement suite au mésentère primitif et contenant dans son épaisseur la plus grande partie du pancréas, vient s'insérer à l'intestin et représente le mésentère définitif de la région duodénale, tandis que l'autre forme le mésogastre définitif et contient dans son épaisseur la rate [1]. Souvent d'ailleurs toutes ces parties s'ajourent et ne persistent plus qu'à l'état de brides chez les Poissons adultes. *L'ébauche de la rate est donc située d'abord dans la paroi intestinale mésodermique même, à gauche de l'insertion du mésentère primitif; elle se trouve ensuite comprise dans l'épaisseur du mésogastre qui est de formation secondaire.* Elle est d'abord franchement accolée à la région duodénale et même plus en arrière; rapidement elle se rapproche de l'estomac et vient s'attacher à sa grande courbure. Pendant tout ce temps, elle reste en connexion étroite avec le système porte au moyen de deux vaisseaux : l'un postérieur (veine pancréatico-splénique), l'autre antérieur (veine gastro-splénique), qui deviennent ses veines définitives et s'anastomosent à sa sur-

1. Le mésentère primitif ne correspond à rien chez l'homme adulte, où le pancréas est venu s'appliquer contre la paroi du tronc, où le mésoduodenum lui-même manque; la partie du mésogastre reliant la rate à l'estomac persiste seule à l'état de méso, pour former l'épiploon gastro-splénique.

face ou dans son intérieur; tantôt l'une, tantôt l'autre finissant par prédominer chez l'adulte pour former la veine splénique principale.

Au point de vue histologique, la rate est d'abord une simple élevure du mésenchyme intestinal, et formée comme lui d'un réseau de cellules anastomosées; elle s'en distingue par la présence d'un grand nombre d'éléments ne prenant point part à la formation réticulée et restant arrondis dans les mailles : ce sont les cellules mères des futurs éléments libres de la pulpe. A aucun moment l'épithélium péritonéal ne paraît prendre part à la formation du tissu splénique proprement dit, ni de la façon signalée par Toldt chez les Mammifères, ni de celle soutenue par M. Phisalix chez l'Acanthias même; la chose est particulièrement nette chez la Truite. où il est réduit dès l'origine à une couche bien continue de cellules plates.

Le premier phénomène caractéristique du développement est la *formation des veines*; elle est connexe avec la mise en liberté des premiers éléments contenus dans les mailles. Autour du noyau d'un certain nombre de ces éléments se produit une condensation ou une disparition plus ou moins complète du corps cellulaire; il en résulte la transformation d'un certain nombre de ces mailles, d'abord pleines, en logettes creuses à paroi incomplète. Ces logettes se trouvent d'abord irrégulièrement distribuées dans toute l'étendue du tissu : celles qui sont voisines l'une de l'autre entrent naturellement en communication [1], celles qui sont voisines de la veine sous-intestinale (Truite), ou des troncs qui en dérivent (Acanthias), entrent en communication avec la veine. Le phénomène est très net chez la Truite, où, à ce moment, les cellules endothéliales du vaisseau, dérivées du mésenchyme sous-jacent, se confondent de nouveau avec lui, et où la surface offre l'aspect d'une paroi bourgeonnante. Il en résulte la formation dans la rate d'un système de cavités tortueuses, irrégulières, d'aspect lacuneux, communiquant avec celle de la veine. Plasma et globules sanguins y pénètrent, tandis que les éléments d'abord emprisonnés dans les logettes s'échappent dans le sang. De proche en proche à partir de la veine, les cavités se régularisant se transforment en veinules, leurs cellules limitantes prenant l'aspect endothélial; cette transformation

1. Elles y étaient déjà virtuellement, étant des mailles de réseau, et non des logettes closes de toutes parts; la communication n'apparait qu'après le départ des éléments qui les remplissaient d'abord.

ne s'étend jamais jusqu'à l'extrémité qui reste largement ouverte dans le réseau.

Dès ce moment les parties fondamentales du tissu splénique existent. Il n'y manque plus guère que les *artères*; mais leur développement est très tardif, et elles n'entrent en communication avec les mailles de la pulpe qu'à un moment, où, depuis longtemps déjà, celles-ci sont en partie remplies de sang venu des veines. (Les hématies ne passent pas encore dans les fines branches artérielles chez des fœtus d'Acanthias de 8 centimètres.) *La rate n'est donc avant cette époque qu'un simple diverticule veineux, en forme de sinus cloisonné réticulé, dépendant du système porte.* Pourtant, dans cette première période, une petite partie seulement des éléments contenus dans les mailles s'échappe dans le sang. Quand la circulation s'établit à travers les mailles des artères aux veines, ce mouvement s'accentue. Le sang, dont le cours est considérablement ralenti dans ce vaste espace, ne l'envahit pas complètement, mais, entre les extrémités des deux ordres de vaisseaux, il paraît se former des courants, comparables à ceux en lesquels se divise une rivière traversant un marécage. Les mailles les plus éloignées des courants restent occupées par un mélange de sang et d'éléments spléniques libres, ou, tout à fait à la limite, par ces éléments seuls. Les parties ainsi respectées se trouvent naturellement de préférence autour même des artères d'un certain calibre; elles y forment de larges portions de pulpe blanche qui vont diminuant chez l'adulte. Elles sont du reste très différemment développées suivant les espèces et les individus, et constituent une réserve où le sang peut puiser de nouveaux éléments figurés.

Cette *transformation des éléments spléniques libres en globules du sang* est constatable depuis la première différenciation du tissu jusque chez l'adulte. Ici, la question du développement de la rate se relie étroitement à celle, si délicate et si controversée, de l'origine du sang. Devant la circonspection avec laquelle concluent les auteurs qui l'ont le plus longuement étudiée, et comme elle ne se présente ici qu'accessoirement, je ne l'aborderai qu'avec beaucoup de réserve, et en me maintenant dans le domaine des faits que j'ai pu observer sur les Poissons, mais surtout sur l'embryon de Truite. J'essayerai pourtant de grouper ces faits, et de montrer dans quelle mesure ils concordent avec les différentes théories en cours.

En se bornant aux principales (et à celles concernant la généra-

lité des Vertébrés à hématies nucléées), on pourrait ainsi les résumer. Les uns, avec Bizzozero (**6**, **7**), admettent que les premiers globules rouges sont des produits directs de la segmentation primitive; au delà, chez l'embryon et chez l'adulte, ils ne se renouvelleraient que par division karyokinétique des globules rouges préexistants. Les autres au contraire admettent une néoformation d'hématies, soit d'une manière générale aux dépens de globules blancs (Kœlliker, Ranvier), soit aux dépens d'éléments spéciaux, observés d'abord par Vulpian, étudiés par M. Pouchet, et par M. Hayem qui leur donna le nom d'hématoblastes, puis par Bizzozero, Eberth, etc., sous le nom de plaquettes à noyaux. Mais sur l'origine de ceux-ci, de nouveau les opinions divergent. Pour M. Hayem (**24**), ils n'ont rien de commun avec les globules blancs et leur origine est encore à trouver. Pour M. Pouchet (**54**, **55**, **57**), d'un élément incolore primitif à corps très réduit, qu'il appelle noyau d'origine, dérivent : d'une part les hématoblastes, et de là par une sorte de dégénérescence hémoglobique les hématies, forme ultime, sénile, et destinées à disparaître sans laisser de descendance; d'autre part, les leucocytes adultes à noyaux lobés; leur corps finit par se désagréger, et les noyaux, achevant de se segmenter, fournissent de nouveaux noyaux d'origine. Enfin, plus récemment, Löwit (**40** à **42**), puis Denys (**2**), sans admettre ce dernier élément, montrent qu'au delà de l'hématoblaste il y a une cellule incolore dont il dérive et qu'ils nomment *érythroblaste*, cellule différente des petits leucocytes par certains caractères, et dont ils ne donnent pas d'ailleurs l'origine première. Pour Löwit, elles ont un noyau plus gros, un cytoplasme souvent coloré, homogène au lieu d'être finement granuleux, un riche réseau chromatique au lieu de nucléoles, elles sont privées de mouvements amiboïdes, la division est indirecte au lieu d'être directe. Denys rejette avec quelque raison ce dernier caractère, Flemming ayant montré que les leucocytes possèdent les deux modes [1].

1. D'après Mosso (**48**), les hématoblastes sont des hématies en régression. Le même auteur considère d'ailleurs aussi les leucocytes à noyau lobé « comme des éléments usés et des formes cadavériques », et admet que l'embryon en est complètement dépourvu. Je ne puis suivre Mosso dans cette voie, ayant constaté maintes fois l'existence de leucocytes chez l'embryon de Squale. Ils y sont, il est vrai, relativement rares. Mais chez la Truite, nous avons vu le leucocyte à noyau lobé exister déjà dans les mailles encore pleines de l'éminence splénique en voie de formation; j'ai pu bien avant, dès les stades K et L, observer sur le vivant, dans l'expansion caudale, de tels leucocytes se déplaçant à travers les mailles du réseau de mésenchyme, et, ajoutant de l'acide acétique, y voir apparaître le noyau lobé caractéristique.

Quant au siège de la néoformation, il varie également avec les auteurs. Pour M. Pouchet, c'est dans le sang que les noyaux d'origine subissent leurs métamorphoses. Ils peuvent provenir de la rate, où ils sont accumulés en grand nombre, comme il l'a constaté notamment chez les Squales (**57**), mais ils n'en proviennent pas nécessairement, la dératation n'empêchant pas la régénération du sang ; ceux accumulés dans l'organe peuvent y avoir été apportés par le courant sanguin. Pour beaucoup d'autres auteurs, et, à propos des Poissons, pour M. Phisalix notamment (**53**), la fonction hématopoiétique de la rate n'est pas douteuse. Enfin, le parenchyme lymphoïde intra-rénal est depuis longtemps soupçonné d'avoir les mêmes propriétés. Pour Bizzozero même, le renouvellement des hématies par division aurait lieu de préférence dans ces deux organes.

Je rappelle, qu'outre le développement des éléments libres dans la rate de l'Acanthias et de la Truite, j'ai suivi, chez ce dernier animal, les modifications du sang pendant toute la période embryonnaire, et j'essaye de grouper simplement, en dehors de toute vue théorique, les faits que j'ai observés.

Les premiers éléments mobiles du mésenchyme présentent d'abord les signes de la parenté la plus étroite avec les cellules fixes et les cellules endothéliales (formation du cœur, formation des vaisseaux sur le vitellus : Ziegler (**68**), Henneguy (**25**), etc.), mais paraissent finir, sans perdre complètement cette parenté, par se spécialiser en cellules errantes dans les vaisseaux et dans les mailles du mésenchyme. On ne peut guère les considérer que comme les cellules primitives du sang et de la lymphe. Par leur corps cellulaire amiboïde, réfringent, finement granuleux, elles affectent des allures se rapprochant de celles des leucocytes, mais elles ont très généralement un noyau simple, arrondi, riche en nucléine. C'est plus tard seulement que, parmi elles, un certain nombre tendent à s'allonger, à perdre les mouvements spontanés, à se charger d'hémoglobine, à se spécialiser pour la fonction respiratoire, à devenir en un mot les premières hématies. Chez la Truite, le plus grand nombre d'entre celles-ci apparaît tout à coup dans le sang, formées aux dépens de la masse intermédiaire (Wenckebach (**67**), Ziegler (**68**). Elles deviennent libres à une sorte de stade moyen entre la cellule sanguine primitive et l'hématie vraie, sans passer par l'état de noyau d'origine (forme adulte de la cellule sanguine primitive), et présentent de suite la division indirecte et une tendance

à s'imprégner d'hémoglobine. Chez les Squales, elles paraissent provenir des vaisseaux en formation à la surface du vitellus, peut-être des noyaux vitellins même (Rückert) : je ne les ai pas suivies.

A partir de ce moment, il existe deux sortes de cellules sanguines. Les hématies se reproduisent très rapidement par karyokinèse; mais à mesure qu'elles s'imprègnent d'hémoglobine, leur pouvoir de division diminue; il paraît être perdu à peu près complètement quand elles ont dépassé une forme adulte fugitive où le noyau se colore encore facilement, pour arriver à la période sénile, caractérisée, comme l'a montré M. Pouchet (**57**), par une sorte de dégénérescence hémoglobique. Vers l'époque de l'éclosion, le plus grand nombre des hématies est arrivé à l'état sénile, les divisions y sont exceptionnelles même après saignée, d'autres facteurs interviennent dans la rénovation des éléments figurés.

Il se forme alors en deux régions, aux dépens du mésenchyme modifié, des amas de cellules analogues aux cellules sanguines primitives, et capables de donner naissance à des leucocytes et à des hématies. Les deux régions sont en connexion immédiate avec deux troncs veineux : la première est la rate sur la veine sous-intestinale, la deuxième le parenchyme d'aspect lymphoïde sous-vertébral, sur les cardinales. J'ai peu suivi celle-ci, constaté seulement qu'il n'a cessé de s'y produire, depuis la dissociation de la masse intermédiaire, mais qu'il s'y produit surtout après l'éclosion, un grand nombre de globules rouges [1].

Dans la rate, les transformations sont d'une grande netteté. Au début, toute maille venant s'ouvrir dans la veine est occupée par une cellule unique ayant les caractères de la cellule sanguine primitive. Les premières se détachent de leur alvéole dans cet état, avec un noyau arrondi, ou, plus généralement, après une division incomplète du noyau (très souvent en quatre lobes) et tombent par

1. Ces deux territoires, dépendant de la veine porte et des veines cardinales, paraissent être chez les Vertébrés en général, les territoires hématopoiétiques par excellence. Partout en effet on retrouve une rate; partout aussi on retrouve, sinon un tissu hématopoiétique sous-vertébral, comme chez les Poissons, du moins un réseau excessivement riche de veinules capillaires, au milieu d'un tissu capable de donner naissance à des globules du sang. Il n'en est ainsi, bien entendu, que si, comme on tend à l'admettre, la moelle des os possède ce pouvoir. On sait en effet que le foyer le plus important et le plus constant de moelle rouge chez les mammifères, celui qui subit le dernier la dégénérescence graisseuse, est dans l'intérieur même des corps vertébraux; leurs veinules sont les affluents directs du plexus intra-rachidien, et par là des veines azygos (cardinales). Quelle que soit au fond la valeur de ce rapprochement, il s'imposait.

conséquent dans le sang sous la forme de leucocyte confirmé. Dans les mailles qui restent pleines, les noyaux se lobent également, mais il faut croire qu'ils arrivent à la division directe complète, car ces mailles apparaissent au bout d'un certain temps remplies chacune par un groupe de cellules filles. Celles-ci prennent à mesure qu'elles se multiplient des caractères différents, leur cytoplasme se réduit à une mince couche, leur noyau devient sphérique. Elles restent alors telles jusque chez l'adulte, où elles remplissent les mailles de la pulpe blanche. Chez l'Acanthias l'élément libre se présente de même, unique d'abord dans une maille du réseau et entouré d'un corps cellulaire (p. 443). Plus tard, chez le fœtus, chez l'adulte, les cellules filles sont accumulées dans les mailles sous forme de noyaux nus en apparence, et dans lesquels la nucléine est ordonnée en un réseau particulièrement bien marqué. Les éléments libres de la pulpe ou cellules spléniques libres, ne sont donc autre chose que les descendantes des cellules sanguines primitives de l'ébauche splénique, réduites, sous leur forme adulte, à un noyau probablement toujours entouré d'une pellicule de cytoplasme : *noyau d'origine*.

Les cellules libres cessent de très bonne heure de sortir de la rate à l'état de leucocytes, ou, du moins, l'on n'en trouve bientôt plus qu'un petit nombre. Mais dès que les noyaux d'origine y sont formés, un grand nombre d'entre eux tombent dans le sang tels quels, ou sous toute une série de formes intermédiaires entre le noyau et l'hématie. Les hématoblastes colorés ou les hématies jeunes se trouvent pourtant dans la rate en nombre relativement petit; il est donc probable que la majorité des noyaux d'origine achèvent leur évolution dans le sang même où on les retrouve.

Dès que la néoformation de globules rouges est régulièrement établie, si l'on pratique de fortes saignées chez l'alevin récemment éclos, le nombre des formes de passage venant de la rate et du rein (comme on peut s'en assurer à leur prédominance dans la veine porte et dans les cardinales), augmente considérablement dans le sang, et finit par aboutir en moins d'un mois à une régénération complète. Au début se produit un phénomène analogue à celui qui a marqué le début du développement, c'est la production prédominante de leucocytes dans la rate. Si l'animal est épuisé par des saignées successives, cette production est encore plus grande, la régénération s'arrête là, et l'alevin meurt généralement dans une

sorte de leucocytose, signalée déjà chez l'adulte par Balbiani, puis Bizzozero (7).

Dans quelle mesure ces faits concordent-ils avec les différentes théories indiquées plus haut?

La division des hématies par karyokinèse, constatée par M. Phisalix chez les mêmes animaux, est de toute évidence; mais je ne puis admettre avec Bizzozero qu'elle suffise à la régénération du sang. On a vu, en effet, que les formes de division deviennent de plus en plus rares à mesure que les globules rouges vieillissent; et si l'on en retrouve encore un petit nombre jusque chez l'adulte, il est fort probable qu'elles portent sur des hématies formées depuis peu aux dépens d'un autre élément, et n'ayant pas encore subi complètement la dégénérescence hémoglobique. Ce qui tend à le prouver, c'est cette constatation, faite d'abord par Bizzozero et Torre même (6), qu'elles sont précisément abondantes dans la rate et dans le rein, là où les formes jeunes se trouvent en grand nombre. M. Pouchet n'admet la division chez le Triton que « tout au début de l'existence de l'hématie comme élément distinct » (54); chez les Poissons, j'ai retrouvé des karyokinèses beaucoup plus loin, sur des formes déjà riches en hémoglobine et que je considère comme adultes, mais non sur les formes séniles, qui représentent la presque totalité. La régénération des hématies aux dépens d'éléments différents, les hématoblastes, paraît donc nécessaire. Dès l'origine, elle se présente à l'observation avec une telle netteté qu'il n'est guère possible de la rejeter, quand, sur le même animal, on trouve des cellules plus ou moins imprégnées d'hémoglobine, plus ou moins aplaties, offrant toutes les transitions jusqu'aux hématies; quand ces cellules sont nombreuses dans les veinules de la rate et du rein, moins abondantes dans le sang de la veine porte et des cardinales, moins encore dans celui de l'aorte[1]; quand enfin, après saignée, on trouve leur proportion considérablement augmentée. L'existence d'un élément spécial, précurseur de l'hématie, est du reste suffisamment démontrée par les travaux antérieurs, et chez les embryons même de Sélaciens par celui de M. Phisalix, pour que j'aie besoin d'y apporter autre chose qu'une simple confirmation à propos des animaux que j'ai étudiés.

Mais je ne puis m'arrêter avec M. Hayem à l'hématoblaste tel

1. Sur des coupes en série d'embryons, où tout est resté en place, et où les vaisseaux sont gorgés de sang.

qu'il le définit; et, comme M. Pouchet, M. Malassez (43), comme M. Phisalix depuis, j'ai constamment trouvé en deçà des formes intermédiaires, depuis l'hématie jusqu'au noyau à mince bordure protoplasmique; et cela non seulement dans le sang, mais aussi dans la rate, où, dans la même maille encore remplie par les cellules filles issues de la division du premier élément unique, on les retrouve côte à côte. Ce sont les mêmes formes qui ont été décrites ailleurs sous un autre nom (érythroblastes), et avec d'autres réactifs, par Löwit, puis par Denys; leurs caractères principaux, tels que j'ai pu les observer, tels que je les rappelle un peu plus loin, se rapprochent beaucoup de ceux admis par le premier de ces auteurs surtout. C'est précisément la variété des stades intermédiaires [1] qui est, avec la différence des procédés techniques, une des principales causes de divergence entre les auteurs, chacun prenant dans cette série continue, pour faire une espèce histologique, un certain nombre de formes, et différant sur l'importance à attribuer aux caractères observés. L'hématoblaste, tel que le comprend M. Hayem, est une des plus nettement définies. Pour lui, il se distingue essentiellement par son corps allongé, par son altérabilité spéciale, ses propriétés adhésives, et, par suite, son rôle dans la coagulation. Or, ici, le stade pendant lequel l'hématoblaste répond à cette définition paraît très fugitif, surtout chez les embryons [2], peut-être manque-t-il souvent? Une imprégnation très complète d'hémoglobine a souvent lieu sur un noyau d'origine en transformation, à corps cellulaire encore très peu développé, formant de simples épaississements en calotte aux deux pôles ou un épaississement annulaire, et ayant déjà des caractères d'hématie; ceci surtout à la suite des saignées (p. 401). L'homogénéité de ce corps (opposée au fin granulé des petits leucocytes à noyau rond), sa privation de véritables mouvements amiboïdes, le gros noyau riche en nucléine souvent disposée en un beau réseau, sont au con-

1. M. Renaut les a décrites chez la Lamproie (61) où tous les stades sont indissolublement liés, ou l'hématie, bien reconnaissable à tous les autres caractères, possède souvent un noyau lobé. Elles sont disséminées dans le sang, et semblent avoir quitté de bonne heure la rate, réduite, comme je l'ai montré (34), à l'état de sinus veineux cloisonné rempli de sang pur.

2. Les formes intermédiaires entre l'hématoblaste et l'hématie échappent à la définition de M. Hayem, comme il le reconnaît lui-même; il en est forcément de même, pour les formes intermédiaires entre l'hématoblaste et le noyau d'origine, qu'il rattache aux globules blancs de la première variété, précisément parce qu'elles échappent à cette définition.

traire des caractères communs à toutes ces formes, depuis le noyau d'origine jusqu'à l'hématoblaste confirmé [1]. Il conviendrait donc peut-être d'étendre ce nom d'hématoblaste jusqu'au noyau d'origine exclusivement, c'est-à-dire jusqu'au stade où celui-ci commence à présenter un corps appréciable [2].

Du reste, ce n'est pas admettre, à proprement parler, que le globule rouge dérive du globule blanc. Le *noyau d'origine* se présente avec des caractères bien personnels, qui en font un élément à part, et paraît être beaucoup moins un globule blanc qu'un reliquat embryonnaire, une sorte de cellule sanguine primitive (réduite chez l'adulte au noyau ou à peu près), antérieure à la spécialisation des deux éléments, et capable de donner naissance aussi bien à un leucocyte qu'à une hématie. Tout à l'origine, chez l'embryon, la cellule sanguine primitive de la rate, à noyau simple, arrondi, tend de préférence à se transformer en globule blanc à noyau lobé, forme moins spécialisée, plus tard en hématie spécialement adaptée à la fonction respiratoire; vienne une perte considérable de sang (saignées), la tendance embryonnaire reparaît, et la formation de leucocytes précède la régénération des hématies. Quant à la formation, par une sorte de rajeunissement, de nouveaux noyaux d'origine aux dépens de ces leucocytes confirmés après dissociation du corps dans le sang et segmentation complète du noyau, j'admettrai avec M. Pouchet qu'elle est vraisemblable, sans pouvoir la démontrer.

1. Je laisse de côté les caractères tirés du mode de multiplication qui paraît variable; le noyau d'origine semble, au moins dans la grande majorité des cas, avoir chez les Poissons, une division directe, mais on sait (Flemming, 17) qu'il se reproduit par karyokinèse chez les Mammifères. L'hématie jeune adopte ce dernier mode; l'hématoblaste m'a paru avoir un mode intermédiaire, analogue à celui décrit par Mondino (47).

2. J'emploierais volontiers pour toutes ces formes le nom d'érythroblaste (de Löwit), qui a sur celui d'hématoblaste l'avantage de ne pas avoir été employé dans des acceptions très différentes, mais à la condition expresse d'en modifier un peu le sens. Löwit trouve dans les ganglions lymphatiques et dans les organes hématopoiétiques deux sortes de noyaux entourés d'un très petit corps cellulaire. Ce corps est homogène dans les uns, qu'il appelle dès cette phase érythroblastes, et qui se transformeraient en hématies, finement granuleux dans les autres : leucoblastes ou petits leucocytes jeunes. Mais Löwit n'explique pas la provenance de ces deux sortes d'éléments et la raison de leur existence côte à côte dans le même tissu. Or si, comme je l'admets, hématie et leucocyte ont pour ancêtre commun le noyau d'origine, les plus petits des érythroblastes correspondent à ce noyau, dont ils ont les caractères, et donnent naissance, d'une part aux leucoblastes et par eux aux leucocytes confirmés, d'autre part aux érythroblastes avec le sens que je proposais, c'est-à-dire s'étendant à toutes les formes intermédiaires entre le noyau d'origine et l'hématie, à l'exclusion de ces deux dernières.

Enfin la provenance de la majorité des noyaux d'origine et autres formes jeunes que l'on peut trouver dans le sang, paraît indiquée par tout ce qui précède. Nous les avons pris sur le fait, sortant de la rate tels quels ou peu avancés dans leur évolution. L'abondance relative constante des formes jeunes dans le sang provenant de la rate (veine porte) et du rein (cardinales) est une des meilleures preuves du rôle hématopoiétique de ces organes. Les noyaux d'origine se seraient-ils simplement accumulés sous l'influence du ralentissement de la circulation dans les mailles du réseau? Mais nous avons vu que, précisément au moment où ces éléments sont en plus grand nombre dans la rate, où il n'y existe guère que de la pulpe blanche (Acanthias surtout), la circulation n'est pas encore établie dans l'organe vu le développement tardif des artères. J'ai montré du reste la formation sur place de ces éléments, au début, par prolifération locale du mésenchyme.

Quittant cette question des rapports des éléments libres de la rate avec ceux du sang, dans laquelle j'ai été forcément entraîné à prendre parti, je rappellerai très brièvement mes conclusions relatives à la charpente de l'organe, les ayant déjà discutées ailleurs (p. 453).

En suivant pas à pas le *développement des éléments de charpente*, j'ai montré que *le réticulum définitif est formé par le réseau cellulaire primitif du mésenchyme modifié*, non point par l'adjonction de fibres, mais par la transformation même du corps cellulaire et de ses prolongements en une matière plus résistante, réfringente, homogène ou vaguement granulo-striée, par le dédoublement des travées ainsi formées, et la disparition graduelle plus ou moins complète des noyaux. Billroth, Kœlliker, Robin, Frey, etc., décrivaient déjà ce réseau chez l'adulte comme formé de cellules étoilées modifiées. Les réactions du tissu adulte, comparées à celles du tissu conjonctif fibrillaire de la capsule, et notamment l'impossibilité d'en retirer par la coction une quantité notable de gélatine, confirment cette manière de voir. Enfin, le mode de développement même des fibres dans la capsule, en dehors et à la surface des travées, vient encore à l'appui. Il est évident que, comprenant ainsi le réticulum splénique, je me sépare résolument de M. Phisalix quand il fait dériver d'une façon continue, et jusque chez l'adulte, les éléments libres des « cellules propres de la charpente », dispersées pour lui sur des trabécules conjonctives lamelleuses. Les élé-

ments sphéroïdes ou ovoïdes qu'il représente contre les travées sont pour moi des éléments libres fortuitement adhérents et qu'une dissociation plus complète aurait chassés ; quant aux zones protoplasmiques qu'il a fort bien observées autour des noyaux propres là où ils persistent, et qu'il figure lui-même un peu diffuses, ce sont les portions de cellules incomplètement atteintes par la transformation générale.

Les *relations du réticulum avec le système vasculaire*, l'ouverture à plein canal des veines dans les mailles, sont si faciles à constater chez les Poissons qu'elles n'ont, je crois, jamais été niées par les auteurs qui ont étudié ces animaux. Le développement montre que la paroi primitive des veines et la paroi définitive de leurs extrémités terminales sont simplement formés par le réticulum, dont les cellules sont orientées et plus largement unies ; plus tard, quand ce réseau perd le caractère cellulaire, ses modifications s'arrêtent au voisinage des terminaisons veineuses où persistent toujours d'assez nombreux noyaux. C'est également une condensation du réseau qui forme autour des capillaires artériels les *corps terminaux de Pouchet*, spéciaux aux Sélaciens. A l'époque où les veines commencent à se former, la paroi des vaisseaux, en général, n'est encore constituée que par une simple couche endothéliale ; par conséquent, les cellules du réticulum, comme la paroi primitive des veines spléniques qui en est une simple modification, sont de proche en proche en continuité avec l'endothélium de la veine porte. Il est donc logique de considérer ces cellules du réseau, jusque chez l'adulte, comme représentant un endothélium, mais un endothélium qui, au lieu de tapisser simplement les parois d'un espace vasculaire, cloisonnerait cet espace. Les modifications subies par ces cellules paraissent d'ailleurs tout à fait analogues à celles que subissent les cellules endothéliales en se réduisant à l'état de plaques minces non granuleuses, et, depuis longtemps, Kœlliker les décrit comme une simple variété de ces dernières (epithelia spuria). La disparition quelquefois presque complète des noyaux n'est pas une raison suffisante pour rejeter cette opinion, puisqu'elle n'a pas lieu chez toutes les espèces ; du reste, il n'est pas rare de trouver dans les imprégnations des plaques endothéliales dépourvues de noyaux : plaques intercalaires d'Auerbach. Enfin, la réunion de toutes les cellules entre elles sans ligne de séparation nette est un fait commun à la majorité des cellules réunies en réseau. Il y a, chez l'adulte, une

petite complication, puisque la paroi des veinules terminales est formée de deux couches de cellules : les unes, internes, étant nettement endothéliales et s'arrêtant au point où la veine se dissocie, les autres, externes, paraissant confondues en une gaine et en continuité avec le réseau. C'est là, probablement, un dédoublement secondaire de la paroi, formée d'abord d'une assise unique aussi bien en ce point que sur les autres veines de l'embryon. En réalité, les cellules du réseau sont continues aussi bien avec l'endothélium qu'avec la couche externe des veinules (p. 467).

L'assimilation des cellules du réticulum splénique à une formation endothéliale, dont elles jouent en tous cas le rôle, explique la présence anormale du sang hors des vaisseaux, dans les interstices d'un tissu conjonctif ou adénoïde; opinion acceptée telle quelle par un grand nombre d'auteurs, depuis Frey, W. Muller, mais combattue par quelques autres, Robin et Legros (63), Cadiat (9), Denys (3), qui se sont efforcés de démontrer l'existence d'un endothélium continu à la surface des travées. L'interprétation de Cadiat se rapprochait beaucoup de celle que suggère l'étude du développement. Il admettait que la pulpe est formée « d'un réseau capillaire tellement serré, qu'entre deux conduits voisins il n'y a que la cellule épithéliale formant paroi »; mais il considérait les noyaux de la pulpe comme étant ceux de cet épithélium des capillaires. A considérer les choses chez l'adulte uniquement, il n'y a guère en effet que ces deux interprétations possibles : ou le sang se meut dans un réseau capillaire fermé, ou il se répand dans les mailles d'un tissu adénoïde. Mais par son mode même de développement, par ce fait qu'à l'origine veinule et maille du réseau ne sont qu'une seule et même formation, que les éléments libres sont à ce réseau ce que sont, dans les îlots de Wolf, dans la masse intermédiaire, les éléments contenus aux éléments parois, le *tissu splénique* échappe aux classifications. Il n'est pas plus constitué par du tissu adénoïde que par un réseau capillaire serré. C'est une formation tout à fait spéciale dans l'organisme, une partie de mésoderme restée à un état voisin de celui du mésenchyme embryonnaire, c'est-à-dire constituée par une simple charpente de cellules anastomosées, entre lesquelles existent (mais en plus grand nombre qu'ailleurs) des éléments arrondis libres. C'est un tissu, où formation vasculaire et formation conjonctive, cellule conjonctive fixe et cellule endothéliale, n'ont pas divergé chacune

dans une direction, se spécialisant de plus en plus, mais sont restées une seule et même chose[1]; où les éléments contenus sont restés également des sortes de cellules sanguines primitives, capables d'évoluer en globules blancs ou en globules rouges. Après le développement des artères, le courant sanguin est obligé de traverser ce tissu, il s'y fraye des chemins changeants et sans limite nette, et s'infiltre plus ou moins loin dans les mailles. L'organe revêt donc l'apparence d'un sinus sanguin réticulé, dont les mailles les plus éloignées des courants restent remplies de noyaux d'origine (pulpe blanche); sinus qui, par ses relations plus étroites et primitives avec les veines, doit être considéré comme veineux et dépendant du système porte, dont il est d'abord un simple diverticule sans issue. Son aspect chez certains Poissons inférieurs (Cyclostomes) confirme cette façon de voir.

La détermination définitive des fonctions de la rate est du ressort de la physiologie, et cette étude est purement embryologique. Mais je n'ai jamais perdu de vue que ces recherches devaient être dirigées de façon à contribuer à la solution du problème physiologique. On voit que le rôle hématopoiétique de la rate dès les premières phases de son existence embryonnaire s'en est dégagé comme de lui-même. Si ces conclusions ne regardent rigoureusement que les Poissons, j'espère pouvoir démontrer plus tard qu'elles ont une portée plus considérable. Ce n'est pas que je prétende m'inscrire contre la destruction des hématies dans la rate, et j'ai signalé à plusieurs reprises les globules rouges fragmentés, les cellules à granules réfringents et à pigment que l'on trouve dans l'organe; mais c'est là un rôle que rien ne trahit d'abord chez l'embryon, et qui sort par conséquent du cadre de cette étude: rôle probablement secondaire et corrélatif du premier, en ce sens qu'il aurait pour but d'accumuler, en nature ou sous une autre forme, l'hémoglobine nécessaire à la formation des nouveaux globules rouges; c'est du moins ce que tendraient à prouver les expériences de Picard et Malassez.

Conclusions. — S'il fallait les résumer en quelques lignes je le ferais de la façon suivante.

I. — La rate apparaît assez tardivement, à une époque où l'es-

1. Comme elles l'étaient dans le mésenchyme, où très souvent des prolongements externes d'une cellule endothéliale concourent à la formation du réseau.

tomac commence à pouvoir être reconnu comme tel, *en rapport immédiat avec la veine sous-intestinale* (plus loin veine porte), *dans l'épaisseur de la paroi mésodermique primitive de l'intestin*[1], dont elle est une simple bosselure, et au côté gauche de l'insertion du mésentère primitif; plus tard, par dédoublement de cette paroi (invagination de l'arrière-cavité des épiploons), elle se trouve comprise dans l'épaisseur d'un mésogastre de formation secondaire. Située d'abord dans la *région duodénale*, elle se rapproche graduellement de l'estomac, et finit par venir coiffer sa grande courbure.

II. — *Le tissu splénique est à l'origine un simple épaississement du mésenchyme*, en connexion avec la veine ou ses affluents, mésenchyme formé de cellules étoilées anastomosées, contenant dans ses mailles de nombreux éléments arrondis.

1. Ce mémoire était déjà livré à l'imprimeur quand a paru (*Morphologisches Jahrbuch.* 16 Bd. Juin 1890) un petit travail de Maurer sur « la première ébauche de la Rate et l'apparition des premières cellules lymphatiques chez les Amphibiens ». L'auteur y admet l'origine entodermique de la grande majorité des cellules lymphatiques et des organes *qui en dérivent, ganglions, Rate,* etc.... Pour lui, ces cellules apparaîtraient tardivement (sur des têtards déjà éclos, mesurant 6 mm. de la bouche à l'anus), et se détacheraient *une à une de l'épithélium intestinal.* Elles s'accumuleraient dans les couches mésodermiques de l'intestin, et se répandraient à partir de là dans toutes les directions, en suivant la gaine des artères mésentériques. La *Rate* serait une simple accumulation de ces éléments sur le trajet de l'artère mésentérique principale; elle serait ainsi, mais indirectement, une *formation entodermique.*

J'ai sur les Batraciens des documents encore trop incomplets pour discuter en détail les faits sur lesquels est basée cette opinion. Mais l'auteur admet comme vraisemblable que le développement de la Rate et des éléments dont il s'agit doit être analogue chez tous les Vertébrés. Je n'en disconviens point. Or, chez les Poissons, comme on peut s'en convaincre à chaque page de ce travail, je n'ai rien vu de pareil, bien au contraire.

En premier lieu, l'épithélium intestinal y est toujours limité du mésenchyme environnant par une ligne très nette, bien avant l'époque de la différenciation de la Rate même à l'état de simple bosselure, et cette bosselure est formée par une prolifération locale du mésenchyme. Bien loin que ce soient des cellules lymphatiques quelconques qui viennent s'y accumuler, on trouve *dès l'origine* les éléments spléniques subissant des modifications spéciales, pour se disséminer à partir de ce foyer de production dans tout l'organisme, par l'intermédiaire des vaisseaux : leur marche est centrifuge et non centripète. Cet exode commence chez la Truite avant même que s'ébauche l'éminence splénique (au moment où l'endothélium de la veine sous-intestinale disparaît pour laisser tomber dans le sang les cellules situées au-dessous).

D'autre part, les éléments dits lymphatiques par M. Maurer, et que j'ai toujours désignés, pour ne rien préjuger, sous le nom de cellules libres du mésenchyme, apparaissent chez les Poissons, à une période très précoce, et m'ont semblé toujours avoir un lien de parenté étroit, non avec l'épithélium intestinal, mais avec les cellules fixes du mésenchyme, avec les futures cellules fixes du tissu conjonctif. J'ai cité de nombreux exemples de cette parenté. C'est là une manière de voir qui est loin d'être nouvelle, et que le terme de *mésenchyme*, dans le sens où je l'ai pris, m'a paru exprimer assez bien (reliquat de cellules mésodermiques après la différenciation des

III. — *Le réseau de cellules du mésenchyme, modifié, devient le réticulum définitif de l'organe.* Il n'entre pas de fibres conjonctives dans sa constitution.

IV. — *Les éléments contenus deviennent les éléments libres de la pulpe, noyaux d'origine,* et donnent naissance, dès que le tissu est différencié, à des globules blancs, et surtout à des globules rouges. *La rate est donc dès le début un organe hématopoiétique;* elle partage ce rôle avec le tissu d'aspect analogue dont le rein est infiltré.

V. — Les *veines* propres se forment tout au début, et d'après un mode tout à fait particulier. *Ce ne sont que des files irrégulières de mailles du réseau primitif,* entrées en communication avec la veine sous-intestinale par mise en liberté des éléments contenus, files qui se régularisent, s'ordonnent en canaux à parois continues sur une partie de leur trajet. Les cellules limitantes du réseau jouent, dans les parties qui restent à l'état réticulé, le rôle d'endothélium continu avec celui des veines. *La rate est donc à l'origine une sorte de sinus veineux réticulé, placé en diverticule sur le système porte, sinus contenant dans ses mailles les plus reculées une réserve de noyaux d'origine (pulpe blanche).*

VI. — *Les artères se développent tardivement;* la circulation s'établit alors de leurs extrémités vers celles des veines à travers les mailles interposées du réseau, mais respecte toujours des parties de pulpe blanche.

VII. — Le *tissu splénique* est donc une formation tout à fait

plaques musculaires et de l'épithélium du cœlome, origine commune des tissus de soutien et de charpente, des vaisseaux et du sang).

J'ajouterai que je ne saurais trop faire de réserves sur cette expression générale de *cellules lymphatiques* appliquée jusque chez l'embryon à tous les éléments dits arrondis, indifférents, etc.... Il est difficile de voir dans la Rate une simple accumulation de ces éléments venus un peu de tous côtés, lorsqu'on a suivi jusqu'au bout leur évolution, et constaté à combien de variétés peut donner naissance la cellule libre du mésenchyme (ou élément primitif de la lymphe et du sang, cellule sanguine primitive), selon qu'elle reste telle, ou qu'elle se transforme, soit directement en hématie ou leucocyte confirmé à noyau lobé, soit en une forme d'attente, le noyau d'origine, pouvant conduire aux deux précédentes.

Pour terminer, M. Maurer s'appuie sur ce fait que le cœur et les vaisseaux sont déjà, pour beaucoup d'auteurs, d'origine entodermique : la Rate ne ferait que rentrer dans la loi commune. Je ferai observer que si les éléments du cœur et des vaisseaux proviennent de l'entoderme (et il n'est point partout démontré que cette provenance soit directe), c'est à une période très précoce du développement. La Rate apparaît au contraire très tardivement, à une époque où les vaisseaux de nouvelle formation naissent eux-mêmes dans le mésenchyme. Si l'on tient à la rattacher au feuillet interne, ce ne peut être qu'indirectement et par l'intermédiaire de ce mésenchyme, dérivé chez les Poissons, comme le reste du mésoderme, de l'entoderme primitif.

spéciale, et peut être considéré, jusqu'à un certain point, comme une sorte de ***reliquat du mésenchyme embryonnaire*** destiné à la régénération des globules du sang, et où les éléments conjonctifs et vasculaires restent confondus comme ils l'étaient dans le mésenchyme primitif.

Index bibliographique.

La bibliographie concernant le développement de la Rate se réduit presque à rien (ces travaux sont marqués spécialement *). En ce qui concerne la Rate adulte et le Sang, je ne donne que les travaux auxquels j'ai été obligé de renvoyer dans le texte.

1. AGASSIZ ET VOGT. — *Anatomie des Salmonés.* 1845.

2. * BALFOUR. F. M. — *Traité d'embryologie et d'organogénie comparée.* Paris, 1885.

3. — *A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes.* The Works. Memorial edition. London, 1885.

4. BILLROTH. — *Beiträge zur vergleichenden Histiologie der Milz.* Müller's Archiv. für Anat. 1857, p. 88.

5. BILLROTH. — *Neue Beiträge zur verg. Anat. der Milz.* Zeitschrift für wissent. Zoolog., t. XI, 1861, p. 325.

6. BIZZOZERO ET TORRE. — *De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des Vertébrés.* Archives italiennes de Biologie, 1883, p. 309.

7. BIZZOZERO. — *Formation des corpuscules sanguins rouges,* id., p. 329.

8. — *Sur un nouvel élément morphologique du sang chez les Mammifères.* Arch. ital. de biol., 1882, p. 1.

9. CADIAT. — *Traité d'anatomie générale.* Paris, 1879.

10. CORNIL ET RANVIER. — *Manuel d'histologie pathologique.* Paris, 1884.

11. CUÉNOT. — *Études sur le sang.* Arch. de Zool. expér., 1889.

12. DENYS. — *La structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les Oiseaux.* La Cellule. 1888.

13. DENYS. — *Note préliminaire sur la structure de la rate et sur la destruction de globules rouges qui s'opère normalement à l'intérieur de cet organe.* Bull. de l'Acad. de méd. de Belgique. 4e série. 11, 1888, p. 261.

14. * (MATHIAS) DUVAL. — *Atlas d'embryologie.* Paris, 1889.

15. EBERTH — *Zur Kentniss der Blutplättchen bei den niederen Wirbelthieren.* Kölliker's Festschrift. 1887.

16. EMERY. — *Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux.* Archives ital. de biologie, 1882, p. 135.

17. FLEMMING. — *Die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und verwandten Organen,...* Archiv. für mik. Anat., 1885, XXIV, p. 50.

18. (Flemming et) OTTO MÖBIUS. — *Zellvermehrung in der Milz beim Erwachsenen.* Id., p. 342.

19. FREY. — *Traité d'histologie et d'histochimie.* Traduct. Spilmann. Paris, 1877.

20. FUEHRER. — *De la structure de la Rate et de ses altérations pathologiques.* Gazette hebdomadaire, 1855, t. II, p. 314.

21. * GOETTE. — *Entwicklungsgeschichte der Unke.* 1874.

22. * H. GRAY. — *On the structure and use of the Spleen.* London, 1854.

23. * — *On the development of the Ductless Glands in the Chick.* Philosophical Transactions of the Roy. Soc., 1852, p. 295.

24. HAYEM. — *Du Sang.* Paris, 1889.

25. HENNEGUY. — *Recherches sur le développement des Poissons osseux.* Journal de l'Anatomie, 1888.

26. HERTWIG. — *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.* Iéna. Fischer. 1888; — et *Cœlomtheorie,* 1881.

27. * His. — *Untersuchungen ueber die erste Anlage der Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.
28. Hoffmann. — *Zur Ontogenie der Knochenfische.* Zoolog. Anzeiger. 1878.
29. Hoffmann. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches.* Amphibien.
30. * Kölliker. — *Handbuch der Gewebelehre.* 1889.
31. * Kölliker. — *Embryologie.* Trad. Schneider. Paris, 1882 (p. 938).
32. Kupffer. — *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische.* Archiv. für mik. Anat. 1868.
33 *. Laguesse. — *Développement du pancréas chez les poissons osseux.* Comptes rendus de la Soc. de Biologie. 1889 (18 mai).
34 *. — *Note sur la Rate et le Pancréas du Protoptère et de la Lamproie.* Soc. de Biol., juillet 90.
35, 36, etc... * — *Sur le développement de la Rate*, plusieurs notes en c. r. Soc. de Biol. passim 1888, 1889, 1890.
37. * Lereboullet. — *Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard et du Limnée.* Annales des Sciences nat. zool. T. XVI, 1861.
38. — *Note sur l'origine et la formation des corpuscules sanguins chez les Poissons.* C. r. Académ. des Sc. T. 58, 1864, p. 561.
39. Leydig. — Traité d'histologie. Édit franç. 1866.
40. Löwit. — *Ueber die Bildung rother und weisser Blutkörperchen.* Sitzb. der k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXXVIII, 1883.
41. — *id.* Bd. XCII.
42. — *Die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörperchen.* Id. Bd. XCV, 1887.
43. Malassez. — *Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os.* Archives de physiologie. 2e s. T. IX, 1882.
44. Malinin. — *Die Milz in histologischer, physiologischer und pathologischer Beziehung,...* Virchow's Archiv. T. 115, 1889, p. 303.
45 *. Maurer. — *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien.* Morphologisches Jahrbuch. 16 Bd. 1 Hft., p. 203. Juni 1890.
46. Milne Edwards. — *Anatomie comparée.* T. VII.
47. Mondino et Sala. — *La Production des plaquettes dans le sang des Vertébrés ovipares.* Arch. it. de Biologie. T. XII, 1889, p. 297.
48. Mosso. — *Le sang des Poissons dans l'état embyronnaire, et l'absence de leucocytes.* Arch. it. de Biolog. T. X, p. 20.
49. W. Müller. — *Ueber den feineren Bau der Milz.* Leipzig. Winter. 1865.
50. * W. Müller. — *Milz* in Stricker's Handbuch. Développement.
51. Œllacher. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische.* Arch. f. mik. Anat. VIII. 1872.
52. * Peremeschko. — *Ueber die Entwickelung der Milz.* Sitzb. der k. Akad. Wiss. Wien, 1867. Bd. LVI, p. 31.
53. * Phisalix. — *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la Rate chez les Ichthyopsidés.* Archiv. de Zool. expér., 1885.
54. Pouchet. — *Évolution et structure des noyaux des éléments du sang chez le Triton.* Journal de l'Anatomie. T. XV, 1879, p. 9.
55. — *Genèse des hématies chez le Scyllium.* Soc. de Biol. Gazette médic. de Paris. 1877.
56. — *Terminaisons vasculaires de la Rate des Sélaciens.* Journal de l'Anatomie. 1882.
57. — *La formation du sang.* Revue scientifique, 1879, p. 279.
58. Pouchet et Biétrix. — *Sur le développement de l'Alose et de la Feinte.* Journ. de l'Anat., 1889.
59. Ranvier. — *Traité technique d'histologie.* Paris, 1889.
60. * Rathke. — *Bildung und Entwickelungsgeschichte des Blennius viviparus.* Leipzig, 1833.
61. Renaut. — *Traité d'histologie pratique.* Paris, 1889.
62 *. Retterer. — *Sur le développement des glandes vasculaires.* C. r. Acad., 1885. T. 100.

63. * ROBIN. — Article *Rate*. Dict. des Sc. méd. (Dechambre).
64. SIREDEY. — *Recherches sur l'Anatomie pathologique de la fièvre typhoïde. Lésions des organes lymphoïdes*. Thèse de Paris, 1883.
65. SOKOLOFF. — *Ueber die venöse Hyperämie der Milz*. Virchow's Archiv. 1888. Bd. 112, p. 209.
66. * TOLDT. — *Die Darmgekröse und Netze im gesetzmässigen und gesetzwidrigen Zustand*. Denkschrift der k. Akad. Wien. 1889. — *Zur anatomie der Milz*. K. k. Gesellschaft der Aerzte in Wien (Wiener Klinische Wochenschrift, 19 décembre 1889).
67. WENCKEBACK. — *The development of the Blood-corpuscles in the embryo of Perca fluviatilis*. Journ. of. Anat. T. XIX, 1885.
68. ZIEGLER. — *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen*. Arch. f. mik. Anat., XXX, 1887.
69. — *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern*. Id. XXXII, 1888, p. 378.

Explication des planches XII et XIII.

PLANCHE XII.

Développement du tissu splénique chez l'Acanthias.

Lettres communes à toutes les figures.

c. membrane capsulaire de la Rate;
cr,cr', cellules du réticulum;
cs. cellules mères des éléments libres;
en, endothélium vasculaire;
ep. épithélium péritonéal;
h,h', hématies;
f,f', fibres conjonctives;
n, noyau;
no, noyau d'origine;
l, leucocyte;
v, lacunes veineuses primitives et veinules spléniques;
t,t', travées du réticulum, prolongements cellulaires.

Les figures sont dessinées à la même échelle que celles de la planche précédente (714 diamètres; Vérick Oc. 1. Obj. 10 immers. hom.). Exception est faite toutefois pour les figures 1, 2, 3. 4 et 10, grossies 1140 fois en diamètre (Oc. 12. Obj. homog. Apert. 1,40 Zeiss.), et pour la figure d'ensemble 16 (grossissement 60 fois environ. Oc. 1. Obj. 2 Vérick.).

FIG. I. — *Embryon d'Acanthias de 27 mm. de longueur, tissu splénique en voie de différenciation peu après l'apparition de l'organe sous forme d'une légère éminence.* — Des cellules de mésenchyme qui la constituent, les unes (*cr*) tendent à ne rester unies que par leurs angles ou leurs prolongements pour former le futur réticulum, les autres (*cs*) semblent s'en isoler, subir une rétraction, et se réduisent à un noyau suspendu par des brides protoplasmiques : cellules mères des éléments libres de la pulpe; *v*, veinule en formation sous forme de simple lacune entre les éléments du réseau; *ep*, épithélium péritonéal : cylindrique stratifié, les contours cellulaires sont seuls indiqués. — Fixation au liquide de Kleinenberg; color. au carmin boracique.

FIG. II et III. — *Deux autres points du même organe montrant deux terminaisons des veinules coupées obliquement* (*v*); l'une et l'autre pouvaient être suivies sur une série de coupes situées au delà, jusqu'à un tronc plus important. La première, plus large dans le plan profond de la coupe (contour estompé), finit par une petite fente intercellulaire. La deuxième aboutit à un espace réticulé (*e*) formé par les prolongements de plusieurs cellules du réseau (*cr*) d'entre lesquelles les éléments libres ont déjà disparu pour tomber dans le sang.

FIG. IV. — *Fœtus d'Acanthias de 15 centimètres de longueur. Fragment de réticulum splénique dégagé* (par macération dans le liquide de Muller, et secouage de la coupe, coloration au picro-carmin). Il est formé uniquement de cellules largement anastomosées à prolongements richement ramifiés (*cr*); quelques-unes des travées (*t'*) commencent à perdre l'aspect granuleux; (*l*), deux jeunes leucocytes restés en place (× 1140).

FIG. V. — *Un autre point de la même préparation* dessiné à un grossissement plus faible (× 714) pour faciliter la comparaison avec les figures 7. 8 et 9 dessinées à la même échelle, qui montrent les modifications graduelles du réticulum jusque chez l'adulte; *tm*. travée lamelleuse; *tf*. travée filiforme.

Fig. VI. — *Un autre point d'une coupe intéressant la surface de l'organe. cr*, cellules formant un réseau beaucoup plus serré; *c*, membrane conjonctive capsulaire; *h*, hématies dans une maille du réseau. L'épithélium péritonéal a été détaché.

Fig. VII. — *Fœtus d'Acanthias de 18 centimètres. Fragment de réseau pris au voisinage immédiat d'une artère* (*a*). (Même mode de préparation.) L'aspect granuleux des prolongements cellulaires est moins marqué, beaucoup des nœuds ne renferment pas de noyaux; *no*, groupe de noyaux d'origine restés en place.

Fig. VIII. — *Fœtus d'Acanthias de 24 centimètres. Fragment du réseau splénique.* (Même mode de préparation.) Les noyaux (*n*) deviennent rares, quelques-uns d'entre eux (*nd*) sont en voie d'atrophie, les travées plus solides et plus grêles prennent davantage l'aspect granulo-strié.

Fig. IX. — *Fragment de coupe de réticulum splénique dégagé, pris sur un Acanthias adulte.* (Même mode de préparation.) Il n'y a plus de noyaux qu'exceptionnellement au voisinage des terminaisons veineuses; le réseau est réduit à une sorte de squelette où les cellules constituantes ne sont plus reconnaissables; *t.t*, travées réfringentes, presque homogènes, vaguement granulo-striées.

Fig. X. — *Fragment de coupe du même réticulum chez le Carcharias glaucus adulte.* De nombreux noyaux (*n*) persistent au contraire dans les nœuds du réseau. Il apparaît nettement formé de cellules anastomosées (*cr*) dont le corps reste encore un peu granuleux autour du noyau, tandis que les prolongements ont l'aspect granulo-strié. (Fixation à l'acide picrique, secouage de la coupe.)

Fig. XI. — *Cellules du réticulum isolées par macération dans le liquide de Muller et dissociation, sur un embryon d'Acanthias de 46 mm.* — La plupart (*cr'*) ont de larges prolongements lamelleux; *no*, noyau d'origine.

Fig. XII. — *Éléments du réticulum isolés par dissociation, provenant de fœtus d'Acanthias de 15* (*cr'*) *et de 20 à 24 centimètres* (*cr*).

Fig. XIII. — *Fœtus d'Acanthias de 20 à 24 centimètres; développement des fibres conjonctives de la capsule.* (Fixation au liquide de Fol, coloration au picro-carmin; les fibres seules ont pris la matière colorante, et, devenues d'un rose foncé qui masque leur striation, tranchent sur le fond de la préparation; cette coloration a été représentée ici par une teinte noire conventionnelle.) *mc*, épaisseur totale de la capsule; *ep*, épithélium péritonéal, dont un des noyaux est vésiculeux; *f*, fibres conjonctives flexueuses développées entre le réseau et l'épithélium péritonéal, et se prolongeant à la surface des travées les plus externes du réseau, formées comme toujours par les cellules propres (*cr*) et leurs prolongements.

Fig. XIV. — *Fragment de la même coupe au voisinage du précédent* et vers le fond d'une des incisures de la surface; des fibres plus fines émanées des précédentes viennent se perdre à la surface des travées.

Fig. XV. — *Montrant les mêmes particularités chez un Acanthias adulte dans la tunique adventice d'une artère; t'*, travée très élargie et parcourue par de nombreuses fibres.

Fig. XVI. — *Coupe d'ensemble d'une portion de la Rate faiblement grossie* (× 60) *provenant du fœtus qui a fourni les figures 13 et 14*, pour montrer la disposition des fibres conjonctives et leur cantonnement dans la capsule et dans la tunique adventice des vaisseaux; *in*, incisure de la surface; *ep*, épithélium péritonéal; *f*, fibres conjonctives fortement colorées; *a*, artère coupée longitudinalement; *ta*, sa tunique adventice; *p*, sa paroi propre; *v*, veine.

Planche XIII.

Éléments libres, capsule, vaisseaux de la Rate des Sélaciens.

Lettres communes à toutes les figures.

a, artère;	*hj*, hématie jeune;
ca, capillaire central;	*hb*, hématoblaste;
cr, cellule du réseau;	*l*, leucocyte;
en, endothélium vasculaire;	*no*, noyau d'origine;
f, fibre conjonctive;	*t*, travée du réseau;
fm, fibre musculaire lisse;	*v*, veine.
h, hématie;	

Fig. I. — *Terminaison veineuse dans la Rate de l'Ange* (*Squatina angelus*). *v*, la veinule coupée obliquement à sa terminaison; la paroi, dont la section est représentée par les parties hachées (*pa*), est percée d'orifices de plus en plus larges (*o,o,*) et finit par se dissocier en travées du réseau (*t*). (Fixation au liquide de Muller, secouage.) (× 255.)

FIG. II. — *Corps terminal artériel chez le Scyllium canicula.* Injection au nitrate d'argent et à la gélatine. Le capillaire central (*ca*) montre son endothélium (celui de la paroi profonde représenté en pointillé) qui s'arrête en *o*, à l'orifice terminal de ce capillaire dans le réseau (*rt*); *tr*, trou produit dans la paroi superficielle par la section; *ca'*, petit rameau coupé avant sa terminaison; *m*, manchon du corps terminal; *er*, espace central réticulé autour du capillaire. (× 255.)

FIG. III. — *Fœtus d'Acanthias de 20 à 24 centimètres. Lambeau de la capsule arraché et examiné par la face externe.* Une partie seulement de l'épithélium péritonéal est resté adhérent (*ep*); au-dessous, la capsule proprement dite, formée d'une membrane mince amorphe (*ma*) parcourue par des fibres (*f*) dont les plus fines (*f'*) semblent se perdre dans sa substance. (Fixation au liquide de Muller, coloration au picro-carmin.) (× 714.)

FIG. IV. — *Terminaison veineuse chez l'Acanthias adulte.* Sur une veinule (*v*), coupée obliquement en *v'*, (*p*, sa paroi) se branche un très petit ramuscule terminal coupé tangentiellement, dont la direction est indiquée par la flèche (*v''*); sa paroi percée d'orifices (*o*) est formée de cellules anastomosées dont on voit en *n* les noyaux, et dont les prolongements (*l*), perdant leurs granulations, vont contribuer à la formation du réticulum. *c*, portion de réticulum à mailles serrées, orientées, continuant pendant un certain temps le canal vasculaire (sa partie supérieure n'a pu être représentée faute de place). (Liquide de Muller, picro-carmin.)

FIG. V. — *Coupe transversale d'une veinule terminale chez un fœtus d'Acanthias de 24 centimètres.* Les cellules du réseau formant paroi (*cp*) sont étroitement anastomosées, et ont conservé leurs caractères embryonnaires. En dedans, une cellule endothéliale à demi détachée (*en*). (Liquide de Muller, picro-carmin.) (× 714.)

FIG. VI. — *Portion de corps terminal artériel coupée obliquement chez un fœtus d'Acanthias de 18 centimètres.* *m*, manchon du corps terminal, formé de cellules du réseau confondues ou étroitement unies; *p*, larges expansions externes de celles-ci (pointes épineuses) continues avec les éléments du réseau (*cr*); *e*, espace réticulé central formé au contraire de portions de réseau très délicat, soutenant le capillaire central (*ca*). (Liquide de Muller, picro-carmin.) (× 714.)

FIG. VII. — *Une portion de corps terminal coupé longitudinalement chez un fœtus d'Acanthias de 24 centimètres.* *en*, endothélium du capillaire; *er*, espace réticulé central; *m*, manchon, encore très mince. (Liquide de Muller, picro-carmin.)

FIG. VIII. — *Fœtus d'Acanthias de 20 à 24 centimètres. Fragment de coupe longitudinale d'une paroi artérielle dans la Rate.* *en*, noyau d'une cellule très allongée d'endothélium; *fm*, fibres musculaires lisses, transversales, coupées en travers; *n*, leurs noyaux; *cr*, cellule du réseau, envoyant de fins prolongements qui forment des arcades entre les fibres. (Fixation au liquide de Fol, coloration à l'hématoxyline. × 714.)

FIG. IX. — *La même figure prise sur un fœtus de 18 centimètres,* après fixation au liquide de Muller. Les longues cellules de l'endothélium ne sont plus adhérentes que par un point; les petites pointes (*p*) qu'envoient les cellules du réseau sont ainsi mises en évidence; *fm'*, segment de fibre musculaire chassé de l'une des arcades ainsi formées.

FIG. X. — *Lamna cornubica. Rate dissociée en lobules.* Fragment du bord (*b*) de la toile épiploïque appendue à la grande courbure stomacale, dessiné après une injection veineuse de lactate d'argent. Trois petites Rates isolées (R, R', R''), dépendantes d'un riche réseau veineux (*v*, *v*). Il forme autour de chacune d'elles une véritable tunique vasculaire, injectée en partie en R. (× 15 à 20.)

FIG. XI. — *Acanthias de 27 mm. Sang.* (Acide osmique concentré, picro-carmin.) *h*, groupe d'hématies avec quelques vacuoles; *h'*, *h''*, hématies en forme d'haltères; *no*, noyaux d'origine. (× 255.)

FIG. XII. — *Acanthias de 21 mm. Sang.* (Eau salée.) *h*,*h'*, hématies; *h''*, hématie jeune issue de karyokinèse; *hb*, hématoblastes à légère teinte orangée; *l*, leucocyte. (× 255.)

FIG. XIII. — *Éléments libres de la rate pris sur un embryon d'Acanthias de 42 mm.* (Liquide de Fol, hématoxyline.) *no*, noyaux d'origine d'aspect nu, à réticulum nucléinien très marqué; *hb*, les mêmes se transformant en hématoblastes (*k*, l'un deux en karyokinèse); *hj*, hématie jeune. (× 714.)

FIG. XIV. — *Coupe demi-schématique à travers une des petites Rates du Carcharias, montrant la constitution du lobule splénique.* *m*, dépendance du mésogastre sur laquelle sont insérées les rates multiples. Dans chacune, autour d'une artère centrale (*a*), entourée de pulpe blanche (*pb*), sont groupés les corps terminaux artériels (*ct*). La majeure partie des veines (*v*) forme au contraire immédiatement en dedans de la capsule (*c*) un réseau d'où partent de courtes branches terminales, se perdant bientôt dans la pulpe rouge (*pr*). (× 15 environ.)

DE L'APPAREIL VEINEUX DES ARTÈRES ENCÉPHALIQUES

Par le Dr TROLARD
Professeur d'anatomie à l'École de médecine d'Alger.

(PLANCHE XIV.)

En 1868, je terminais ainsi ma thèse inaugurale : « Si mes recherches se confirment, il y aura lieu d'établir cette loi remarquable : les artères qui se rendent à l'encéphale baignent dans le sang veineux. »

Bien que d'assez nombreux travaux sur l'anatomie du système veineux du crâne aient paru depuis cette époque, aucun auteur ne s'est attaché à contrôler et à vérifier une disposition, qui m'avait cependant paru devoir mériter l'attention des anatomistes.

Sappey, dans son édition de 1869, avait admis la description que j'avais donnée de la veine vertébrale; mais depuis, il l'a abandonnée.

Ch. Labbé et Ch. Walther se sont également occupés de cette veine; on verra plus loin qu'ils sont arrivés à des résultats s'éloignant des miens d'une façon sensible.

Cette discordance dans les résultats et l'abandon par Sappey d'une description primitivement acceptée par lui m'ont déterminé à reprendre mes recherches. Or, je suis arrivé aux mêmes conclusions; et comme, d'une autre part, je ne pouvais mettre en doute la bonne foi d'observateurs dont l'autorité est si grande, j'ai dû chercher l'explication de cette divergence de vues.

En relisant avec soin la description de M. Walther, un mot me mit sur la voie. « Le plexus *bien injecté*, dit-il, remplit complètement le canal. » Ce « bien injecté » me révéla la cause de nos divergences. MM. Ch. Labbé et Walther ont étudié les veines après les avoir injectées, tandis que je les ai examinées à sec, en ouvrant leur cavité à l'aide du stylet et en m'aidant de l'insufflation; ces deux modes différents de préparation ne pouvaient et n'ont pu donner les mêmes résultats.

Que l'on suppose en effet le sinus caverneux bien injecté. Pour l'étudier, si l'on se borne à en enlever la paroi externe, ou si l'on ne laisse de celle-ci qu'une mince lamelle destinée à maintenir la masse solidifiante, aura-t-on une idée de la structure particulière de ce sinus et des rapports de la carotide avec sa cavité?

Dans mes premières recherches, j'ai aussi employé les injections; mais j'ai dû les abandonner pour la raison que je viens de donner, et ensuite parce qu'à chaque injection *bien réussie* j'obtenais des résultats absolument dissemblables. La paroi veineuse cède, en effet, facilement; et la gélatine, substance généralement employée, s'infiltre aussitôt dans les mailles de l'atmosphère celluleuse périveineuse, y formant ces masses énormes, ces bourrelets, ces plexus que l'on a décrits.

En dénudant la paroi vasculaire, en ouvrant la cavité sur le stylet, en reconnaissant au préalable par l'insufflation le trajet d'un canal que le stylet n'a pas rencontré, en ne comptant comme veines que les cavités revêtues du vernis endothélial et présentant des orifices de vaisseaux collatéraux, on ne s'expose pas à de pareilles erreurs. C'est long, très long; il faut même souvent s'aider de la loupe pour ne pas s'exposer à créer des trajets artificiels; mais ce n'est après tout qu'une affaire de patience.

Telle est, ou telle serait, suivant moi, l'explication des résultats discordants auxquels nous sommes arrivés les uns et les autres, et peut-être aussi des résultats négatifs obtenus par d'autres anatomistes, lesquels ont été rebutés dans leurs recherches par les variétés, absolument différentes, que leur donnaient des injections solidifiantes.

Maintenant que l'écueil est signalé, j'ose espérer que les anatomistes voudront bien contrôler ce point d'anatomie qui, au point de vue des applications physiologiques, me paraît extrêmement intéressant.

Les artères qui se rendent à l'encéphale et à ses enveloppes sont, par ordre d'importance, la carotide interne, la vertébrale et l'artère méningée moyenne (je néglige les petites méningées). C'est dans cet ordre que j'examinerai l'appareil veineux qui accompagne chacune d'elles.

Sinus caverneux.

La structure du sinus caverneux est bien connue dans tous ses

détails. A ceux-ci j'ajouterai cependant les remarques suivantes, que j'aurai à utiliser, lorsque j'en viendrai aux applications physiologiques :

La carotide interne, dans son trajet à travers le sinus caverneux, ne repose pas toujours sur sa gouttière osseuse; le plus souvent, elle décrit une courbure, une anse à concavité inférieure.

Dans sa partie supérieure, cette anse est solidement adhérente à la tente durale; de même, elle est fixée par sa partie externe qui est comme bridée par la portion supérieure de la paroi externe du sinus.

En bas, l'artère est fixée par un ligament étendu de la partie moyenne de sa concavité à la rigole osseuse. Ce ligament s'insère à l'extrémité postérieure de la gouttière, se confondant avec le périoste qui tapisse le canal carotidien. Il s'insère en outre sur le bord tranchant du feuillet interne de la cavité durale qui loge le ganglion du trijumeau. Puis, il se dirige de bas en haut et d'arrière en avant pour s'attacher en se bifurquant à la face inférieure et sur les côtés de l'artère.

Ce *ligament carotidien*, quelquefois aussi large que la gouttière osseuse, a toujours des dimensions très appréciables, même quand il est réduit à l'état d'une lamelle celluleuse étendue de la rigole à la partie inférieure de l'artère.

Quant à la face interne de la carotide, elle est en rapport avec le lobe latéral de la portion glandulaire du corps pituitaire. Ces rapports sont variables. Tantôt l'artère n'est pas en contact avec l'hypophyse; et alors de forts tractus fibreux, aplatis et fenêtrés vont de l'un à l'autre. Tantôt, soit par développement ou déjettement de l'artère, soit en raison du volume de la glande, soit par ces deux conditions réunies, les deux organes sont en contact. L'artère repose alors sur le lobe latéral de la glande qui la reçoit dans une gouttière plus ou moins bien dessinée. C'est, comme on voit, la reproduction, dans des proportions très réduites, des rapports de la thyroïde avec la carotide primitive.

Après ces détails, dont l'importance sera mieux appréciée au chapitre des applications physiologiques, je vais parler du prolongement du sinus caverneux dans le canal carotidien et du sinus coronaire, qui, pour moi, n'est qu'une dépendance, un diverticulum du sinus caverneux. Je signalerai ensuite une importante voie de dégagement de ce dernier sinus.

Prolongement du sinus caverneux. Sinus carotidien. — Je résumais ainsi, en 1868, la description de ce prolongement : «... quoi qu'il en soit, la carotide baigne dans le sang veineux bien avant de se plonger dans le sinus caverneux; et ce sang veineux lui est apporté par le dernier sinus, le sinus pétro-occipital inférieur et très probablement les veines méningées. »

Entre la circonférence de la carotide et le périoste du canal carotidien, il existe, en effet, une cavité remplie de sang veineux. En examinant l'orifice supérieur du canal carotidien, on voit entre le vaisseau et le contour de cet orifice des trous en plus ou moins grand nombre, qui conduisent dans cette cavité.

Il ne s'agit pas, en réalité, d'une cavité simple, interposée entre le vaisseau et le canal osseux; mais bien plutôt d'espaces aréolaires, irrégulièrement disposés, communiquant les uns avec les autres. Quand ces espaces sont très développés, en introduisant un stylet par un des orifices dont je viens de parler, on le fait pénétrer assez loin sans difficulté. Dans ces cas, les espaces se sont pour ainsi dire canalisés de façon à former des conduits réguliers. Mais un tel développement est relativement assez rare; et le plus souvent, on ne peut guère constater leur existence qu'à l'aide de l'insufflation ou d'une injection liquide.

Leur situation est très variable; tantôt on n'en trouvera qu'à la partie supérieure de l'artère; tantôt, à la partie inférieure seulement. Entre ces deux cas, les variétés sont très nombreuses.

On a vu que les cavités aréolaires communiquent avec le sinus caverneux par des orifices situés au niveau de l'orifice supérieur du canal carotidien; elles se terminent donc à ce niveau du côté de la cavité cranienne, c'est-à-dire en haut et en dedans. Comment et où se terminent-elles en bas et en dehors? Elles ne m'ont pas paru dépasser la limite externe de la portion horizontale de la carotide; et assez souvent encore, ne vont-elles pas jusque-là [1]. Leur calibre diminue de plus en plus, de dedans en dehors. Réduites à de petites proportions, elles se continuent en bas et en dehors par des veinules très délicates, dont on ne peut constater l'existence que par l'insufflation.

Labbé décrit trois canaux d'écoulement à ce sinus carotidien. D'abord, une veine « qui suit le même trajet que la carotide interne

1. Très rarement, il est vrai, je les ai vues exister jusqu'à l'origine du canal carotidien.

et se rend trois ou quatre centimètres plus bas dans la jugulaire interne ».

« Il reçoit encore une autre veine, qui le met en relation avec le confluent condylien antérieur et souvent aussi avec le sinus pétro-occipital inférieur; en sorte que c'est par ces trois voies que se fait l'écoulement du sang du sinus carotidien vers l'extérieur du crâne. »

Malgré tout le soin que j'ai apporté à rechercher les deux premiers vaisseaux, je ne les ai pas rencontrés. Comme je l'ai dit, il n'y a guère qu'une ou deux très petites veinules.

Quant au sinus pétro-occipital, il va y aboutir, ainsi que je l'ai établi lorsque j'ai décrit ce nouveau sinus. Mais il ne saurait être considéré comme une voie de dégagement, attendu qu'il ne rencontre le sinus carotidien que très près de son point de terminaison en haut.

Les seules voies de dégagement du sinus carotidien me paraissent donc être les très petites veines que j'ai indiquées et une ou deux autres veinules, lesquelles traversent la lame osseuse papyracée ou la lame fibreuse qui ferme, en haut et en dedans, la grande échancrure du canal carotidien : ces veinules vont rejoindre les méningées.

Ces voies de dégagement sont peu considérables; mais elles sont suffisantes pour permettre à la petite quantité de sang qui remplit les vacuoles du sinus carotidien, de s'écouler hors de ce sinus [1].

Sinus coronaire.

Ce sinus, que l'on appelle aussi circulaire, intercaverneux, circulaire inférieur, etc., etc., appartient évidemment aux sinus caverneux, dont il représente l'anastomose antérieure, par analogie avec les sinus transversaux rachidiens antérieurs.

Sa description varie à l'infini. Les uns admettent un sinus faisant le tour de l'hypophyse, au niveau de la face supérieure de celle-ci, et apparaissant lorsque l'on incise la tente de la dure-mère à ce niveau.

Les autres admettent ce sinus circulaire, mais signalent une

1. Rektorzick aurait, d'après quelques auteurs, décrit ce sinus avant moi. Je regrette de n'avoir pu me procurer l'ouvrage de cet anatomiste pour voir si ma description concorde avec la sienne.

grande irrégularité dans les formes qu'il présente : tantôt c'est la moitié antérieure de l'ellipse qui est très développée, tandis que la postérieure l'est très peu ; tantôt c'est la disposition inverse ; tantôt enfin, l'une des deux moitiés manque entièrement.

Ainsi, Knott qui a repris en détail l'étude des sinus, décrit, sous le nom de sinus intercaverneux, un vaisseau qui « serait formé d'un ou plusieurs canaux horizontaux, lesquels traverseraient la fosse pituitaire et se réuniraient pour se jeter dans le sinus caverneux. De ces canaux, un passerait devant la glande pituitaire, l'autre en arrière ; l'antérieur plus volumineux que le postérieur, lequel manque souvent... Lorsque ces branches transversales sont complètes, elles forment avec le sinus caverneux le sinus circulaire. »

Cette description est peu claire ; elle laisse entendre qu'il peut y avoir plus de deux canaux, puisque l'auteur dit : « un ou plusieurs » ; pourtant, il ne parle que de deux d'entre eux ; et le sinus circulaire ne serait qu'une forme complète de son sinus intercaverneux.

A mon avis, toutes ces variétés de description se résument à ceci : Il existe entre les deux sinus caverneux un système veineux lacunaire, étendu transversalement entre ces deux sinus. La portion principale de ce système est située *sous* l'hypophyse ; elle est très variable comme volume, et remonte le plus souvent soit au-devant, soit en arrière du corps pituitaire. Dans ce cas, il y a deux canaux superficiels ; ce sont ceux décrits sous le nom de sinus circulaire ; mais ils ne sont, en réalité, qu'une dépendance du sinus *sous-pituitaire*.

Lorsqu'ils existent, ils communiquent largement avec ce dernier soit à leurs deux extrémités, soit par des orifices, situés sur leur bord inférieur et qui sont d'autant plus grands qu'ils sont moins nombreux.

Ces deux canaux superficiels peuvent manquer l'un ou l'autre ; le postérieur, plus souvent que l'antérieur ; le sous-pituitaire est alors plus développé.

Pour se rendre compte de cette disposition anatomique, il faut pratiquer des coupes antéro-postérieures du corps pituitaire laissé dans sa loge. On voit alors au-dessous de l'hypophyse une cavité plus ou moins large, cloisonnée, à direction irrégulière, transversale toutefois, et communiquant avec les canaux superficiels par les orifices que j'ai indiqués.

Puisqu'il est très fréquent de ne pas rencontrer un de ces derniers canaux, on devrait, à mon avis, abandonner la dénomination de sinus coronaire ou circulaire. Pour ma part, je préférais celle de sinus intercaverneux, qui ne préjuge pas leur forme et indique leur fonction.

Leurs limites en dehors ne sont pas précisées par les auteurs. Ceux-ci, il est vrai, n'en décrivent qu'une partie, la partie superficielle; et pour eux, le sinus n'est circulaire qu'autant qu'il est complété à ses deux extrémités transversales par le sinus caverneux. A mon avis, il vaudrait mieux ne considérer comme sinus caverneux que ce qui est au-dessous et en dehors de la carotide interne. Ce qui est immédiatement en dedans appartiendrait au sinus intercaverneux.

C'est ce qui ressort de l'examen d'une préparation à sec. La forme des travées fibreuses aplaties du sinus intercaverneux, qui fixent la carotide à l'hypophyse quand ces deux organes sont éloignés l'un de l'autre, indique bien la distinction et la démarcation des deux vaisseaux.

Veine du trou ovale.

Pour en terminer avec l'appareil veineux de la carotide interne, il me reste à parler d'une voie importante de dégagement du sinus caverneux.

La veine ophtalmique constitue la principale voie d'écoulement de ce sinus; mais il en est une autre qui me paraît mériter l'attention des anatomistes et des physiologistes. Elle a un diamètre qui égale quelquefois celui de la veine ophtalmique; mais, le plus ordinairement, elle est moins large. Seulement, elle a sur l'autre le très grand avantage d'être verticalement dirigée, et de mettre en communication la partie la plus déclive du sinus caverneux avec l'extérieur du crâne; c'est dire que le sang doit suivre plutôt ce canal que la veine ophtalmique.

Je l'ai signalé en 1868 sous le nom de « veine du trou ovale ». Des auteurs français, Cruveilhier est le seul qui ait bien voulu admettre son existence. Je suis donc obligé d'y revenir aujourd'hui.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur une base de crâne, au niveau du trou ovale, pour constater que le diamètre antéro-postérieur de

cet orifice est hors de proportions avec celui du nerf maxillaire inférieur. C'est qu'en effet, il donne passage, en même temps qu'à ce nerf, à un gros tronc veineux, qui part de la partie la plus déclive du bord inférieur du sinus caverneux, sa place au devant du nerf, et aboutit immédiatement au-dessous de son petit canal, à ce que l'on décrit sous le nom de plexus ptérygoïdien.

Cette communication a une telle importance qu'elle est très souvent assurée par une seconde canalisation, celle-là passant par un conduit osseux particulier.

Ce conduit a son orifice supérieur situé au devant et un peu en dedans du trou ovale : son orifice inférieur se trouve à la base de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde. Sur 71 crânes, j'ai constaté 27 fois son existence, c'est-à-dire plus d'une fois sur trois. Il mérite donc de prendre rang parmi les canaux que l'on décrit à la base du crâne.

Quand il n'existe pas, on trouve, à la place de l'orifice unique de la base de l'aile ptéryoïdienne, plusieurs petits trous, qui contiennent des veinules venant de la muqueuse du sinus sphénoïdal, laquelle reçoit d'autres veinules venant du sinus caverneux et que Vicq d'Azyr a décrites. C'est toujours, comme on voit, une canalisation de dégagement du sinus caverneux ; seulement, ce dégagement, au lieu de se faire par un conduit unique et direct, a lieu par plusieurs petits conduits qui décrivent un circuit plus long.

Quand le trou sus-ptérygoïdien manque ou est peu développé, le trou ovale est plus grand que d'ordinaire. Il n'est pas rare de rencontrer son extrémité antérieure, qui s'est alors arrondie, séparée plus ou moins complètement du restant du trou par une languette osseuse.

Je viens de dire que la veine du trou ovale et la veine satellite du *canal sus-ptérygoïdien* (ou des veines satellites des canaux sus-ptérygoïdien) établissent une large communication entre le sinus caverneux et le plexus ptérygoïdien. Qu'est-ce que ce plexus?

Je ne le décrirai pas ici. Sa description sera mieux placée dans un autre travail, qui suivra celui-ci. Je dirai seulement aujourd'hui que ce plexus n'est pas un plexus, mais une cavité aréolaire, à parois verticales rigides, étendue d'avant en arrière de la base de l'aile externe ptérygoïdienne jusqu'à l'épine du sphénoïde, et dont la principale voie de dégagement est la veine maxillaire interne.

C'est dans cette cavité, sorte de réservoir qui mériterait le nom de

citerne ptérygoïdienne, que se déversent par des orifices béants la veine du trou ovale, la ou les veines sus-ptérygoïdiennes, et, comme je le dirai plus loin, une des veines méningées moyennes.

Veine vertébrale.

La veine vertébrale s'étend depuis l'espace atloïdo-occipital jusqu'au tronc brachio-céphalique.

Elle s'embranche à plein canal sur le sinus intra-rachidien longitudinal antérieur, au point où l'artère vertébrale pénètre dans le rachis. Comme cette artère qu'elle accompagne, elle se dirige de dedans en dehors, horizontalement couchée sur la gouttière de l'arc postérieur de l'atlas, puis se coude au niveau du trou de l'apophyse transverse de cet os, pour devenir verticale.

A ce point, elle reçoit un affluent important. C'est une veine qui vient d'une cavité veineuse, laquelle occupe le trou condylien antérieur, et que, pour cette raison, j'ai appelée *confluent condylien antérieur*. Cette veine, en quittant le confluent, se loge dans une gouttière osseuse creusée en dehors du condyle de l'occipital, puis se dirige en bas pour venir se jeter presque à angle droit dans la veine vertébrale, au point où celle-ci s'engage dans le canal vertébral.

Je montrerai, dans une autre occasion, que de l'extrémité supérieure du sinus rachidien, c'est-à-dire de l'extrémité interne de la portion horizontale de la veine vertébrale, part un canal veineux, qui remonte sur l'apophyse basilaire, gagne l'orifice interne du *canal* condylien antérieur, traverse ce canal avec le nerf grand hypoglosse, et aboutit au confluent condylien antérieur, d'où nous avons vu partir l'affluent antérieur de la veine vertébrale.

On pourrait donc dire que l'origine de la veine vertébrale est représentée par un grand arc veineux, qui part de l'extrémité interne de la portion horizontale de la veine vertébrale et aboutit à son extrémité externe, en passant par le canal condylien antérieur. Cet arc est une demi-circonférence dont la portion horizontale de la vertébrale figure le diamètre.

La gouttière située en dehors du condyle de l'occipital, et qui loge l'affluent veineux dont je viens de parler, est le plus souvent très prononcée. Mais elle manque dans bien des cas; elle peut même être remplacée par une saillie, due au soulèvement de la paroi inférieure du golfe de la jugulaire interne. Elle est toutefois

assez fréquente pour mériter d'être comprise dans la description des particularités de la base du crâne. La veine qu'elle est destinée à recevoir pourrait s'appeler *juxta-condylienne.*

Ainsi constituée, la veine vertébrale s'engage dans le canal vertébral avec l'artère; comme elle, elle sort de ce canal entre les apophyses transverses des sixième et septième vertèbres cervicales (du moins, le plus ordinairement), s'anastomose très largement avec la jugulaire postérieure ou même se confond avec elle. Dans le premier cas, elle va se terminer dans le tronc brachio-céphalique en avant de la jugulaire postérieure; dans le second, on a un tronc volumineux qui va se jeter derrière la jugulaire interne. Tel est le cours de la veine vertébrale. Je ne dirai rien des anastomoses qu'elle reçoit ou qu'elle émet le long de son parcours; elles sont bien connues; j'arrive au point qui fait l'objet de ma communication.

Dans son passage à travers le canal vertébral, et dans son trajet du trou de l'atlas au sinus intra-rachidien antérieur, la veine vertébrale est un véritable sinus, c'est-à-dire une veine à cavité béante.

Dans cette cavité fait saillie le contour de l'artère vertébrale; et entre ce contour et la surface intérieure du sinus vertébral existe une disposition trabéculaire, caverneuse, semblable à celle du sinus caverneux.

L'artère n'est pas complètement entourée par le sang veineux. Adhérente à la paroi postéro-interne du canal osseux, ou membraneux dans les espaces intertransversaires, par le tiers correspondant de sa circonférence, c'est par les deux autres tiers qu'elle apparaît dans l'intérieur du sinus.

Une coupe transversale, comme celle qui est représentée dans la figure 1, indique la situation et les rapports de l'artère et de la veine vertébrales.

Quant à la disposition trabéculaire, il est difficile de la décrire avec tous ses détails, qui varient non seulement d'un sujet à un autre, mais encore d'un côté à l'autre sur le même sujet.

La figure 2, due à l'habile crayon de M. le docteur Moreau, fera comprendre cette disposition mieux que toutes les descriptions, et en donnera une idée très exacte.

Les trabécules ne sont pas des filaments ténus s'entrecroisant comme ceux du sinus caverneux; ce sont plutôt des cloisons, des

lamelles divisant par place la cavité du sinus en conduits secondaires.

Sur les pièces où cette structure est nettement accusée, il semble, lorsqu'on écarte les parois incisées du sinus vertébral, que l'on ait devant les yeux un morceau de cavité auriculaire cardiaque dans ses parties réticulaires, avec ses *foramina* et ses *foraminula*.

Indépendamment de ces travées membraneuses, il existe aussi des filaments très ténus, arrondis, qui s'étendent de la convexité de la paroi artérielle incluse à la paroi veineuse enveloppante. La figure 1, qui représente une coupe transversale du canal vertébral, montre ces filaments et leur situation.

Cet aspect aréolaire, caverneux, ne serait-il dû qu'aux anastomoses, aux passages, aux entrecroisements de veines provenant des sinus rachidiens intérieurs et extérieurs? J'ai bien pris garde à cette objection, et me suis parfaitement assuré que cette structure ne peut être ainsi expliquée. Ainsi, au niveau des espaces intertransversaires, l'artère offre au sang veineux une surface plus considérable que dans le restant du canal. Cela est dû aux veines qui, venant des sinus rachidiens ou y allant, accompagnent les nerfs et s'anastomosent avec les veines extra-rachidiennes, notamment avec les jugulaires postérieures. Mais en dehors de ces points, il est difficile d'invoquer la présence de veines. Un coup d'œil jeté sur la figure 2, montre du reste que l'aspect aréolaire est le même, qu'il s'agisse de points correspondant aux espaces intertransversaires ou des autres parties du canal.

Au surplus, nous allons retrouver cette structure au niveau de l'espace atloïdo-occipital, et développée là d'une façon caractéristique. Dans cette région, il ne me paraît guère possible d'invoquer la présence de nombreuses veines à anastomoses.

Là, l'artère vertébrale baigne pour ainsi dire entièrement dans le sang veineux. En arrière, elle adhère par une très faible partie de sa circonférence au ligament atloïdo-occipital; et en avant par une simple ligne à une lamelle de dédoublement de ce ligament.

Il faut laisser intact ce ligament, quand on veut voir les rapports de l'artère avec la cavité veineuse, et pratiquer une coupe antéro-postérieure (fig. III). Sinon, la gangue celluleuse qui entoure la veine n'étant plus soutenue s'affaisse, et même en relevant les parois de celle-ci, on ne peut s'en faire une idée exacte.

Quand, à l'aide d'une coupe verticale antéro-postérieure, on a

contrôlé la situation de l'artère dans sa cavité veineuse, il faut, pour compléter l'examen, ouvrir cette cavité en arrière, au-dessus et au-dessous de l'artère.

On voit alors qu'elle se compose de deux conduits, placés l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'artère (fig. IV). En arrière, ils communiquent peu entre eux, un seul orifice le plus souvent, tandis qu'en avant, de nombreux orifices établissent des communications. Le canal supérieur est plus volumineux que l'inférieur. Chacun d'eux a, en dehors, un orifice distinct dans le tronc de la veine vertébrale, au point où celle-ci se coude pour devenir horizontale. En dedans, ils se réunissent, ou bien ont un orifice distinct pour se déverser à la partie supérieure du sinus intra-rachidien.

L'inférieur, qui repose sur la gouttière de l'arc postérieur de l'atlas, communique en outre très largement avec un sinus situé au-dessous de cet arc. Ce dernier sinus, qui n'est qu'une dépendance du premier, a un orifice distinct dans la veine vertébrale; en dedans, il se confond avec les canaux sus-atloïdiens.

C'est dans cette région que la veine vertébrale présente en quelque sorte le type de sa structure aréolaire. Quant aux orifices de communication, placés le long du bord antérieur de l'artère, ils représentent quelquefois un véritable crible.

Du côté de la terminaison interne de la veine vertébrale, les travées ne sont plus que de simples petits cordages, des filaments très ténus, mais très nombreux. Sur la coupe représentée par la figure V et montrant l'artère vertébrale au moment où elle émerge de la cavité veineuse pour devenir cranienne, on voit ce vaisseau suspendu par un réticulum de fibres rayonnantes qui partent de toute sa circonférence pour s'attacher à la périphérie de la paroi de la veine vertébrale.

Incidemment, j'ajouterai qu'un peu avant sa terminaison rachidienne, la veine vertébrale reçoit la veine qui émerge du canal condylien postérieur venant du sinus latéral. Cette veine condylienne postérieure débouche dans le canal supérieur; dans le canal inférieur, se trouve un orifice directement opposé à celui de cette veine; c'est l'origine de la jugulaire postérieure. Quelquefois, les deux canaux sont en continuité; leur tronc commun passe alors derrière la veine vertébrale, mais communique toujours avec elle. La jugulaire postérieure reçoit en outre d'autres veines qui émanent soit du canal inférieur de la vertébrale, soit du canal sous-atloïdien.

Telle est la disposition très remarquable que présente la veine vertébrale. Je ne dirai pas qu'elle est constante et toujours aussi caractérisée que dans la description que je viens d'en donner. Comme je l'ai dit déjà, il y a de nombreuses variétés; mais les cas de veine vertébrale sans structure aréolaire plus ou moins prononcée sont extrêmement rares. Quoi qu'il en soit, ce qui est constant, et c'est là le point le plus important pour moi, c'est que l'artère vertébrale baigne en grande partie dans le sang veineux, comme la carotide interne dans le sinus caverneux, et dans les mêmes conditions, cela va sans dire, de revêtement endothélial.

Je terminerai par une remarque qui me semble bien prouver que le fait de la structure aréolaire de la veine vertébrale est bien dû à la présence de l'artère dans sa cavité. On a vu que la veine que j'ai décrite sous le nom de juxta-condylienne pouvait être considérée comme une des origines de la vertébrale. Or, il n'y a pas à côté d'elle ou dans son intérieur de prolongement artériel; aussi est-elle simple et ressemble-t-elle aux autres veines à parois lisses.

Voyons ce que disent les auteurs de la veine vertébrale.

Dans son édition de 1869, Sappey, au sujet de cette veine, s'exprime ainsi : « Les rapports de la veine et de l'artère vertébrales sont les suivants : par le quart antérieur et interne de son contour. l'artère répond aux parois du canal qu'elle parcourt. Sur le reste de sa circonférence, elle est entourée par les veines. Dès tractus celluleux s'étendent de l'une à l'autre et les unissent. Au niveau de chaque espace intertransversaire, la gaine formée par la veine s'élargit encore, en sorte que le tronc artériel se trouve complètement entouré. »

Cette description a disparu des autres éditions. Je ne sais pour quelles raisons; j'aurais bien désiré les connaître; car je n'eusse pas hésité à reconnaître aussi mon erreur, si erreur il y a.

En 1882, M. Ch. Labbé [1] s'est aussi occupé de la veine vertébrale. Critiquant ma manière de voir, il arrive toutefois à des conclusions absolument semblables aux miennes. « La vertébrale présenterait, en outre, une particularité qui a été signalée par M. Trolard et qui est admise par M. Sappey [2].

Cette description ne nous paraît pas entièrement exacte, et l'analogie que l'on a voulu établir entre la veine vertébrale et le sinus

1. Ch. Labbé, *Étude sur les granulations de Pacchioni*, suivie d'une note, *etc.*, *etc.*
2. J'ai dit qu'elle avait été abandonnée plus tard.

caverneux, est plus apparente que réelle. En examinant avec soin la veine qui nous occupe, on constate en effet, ainsi que nous l'avons dit plus haut, qu'elle recouvre aux trois quarts l'artère, mais qu'il existe en outre une série de rameaux anastomotiques, les uns verticaux, les autres horizontaux, qui réunissent, surtout en arrière, divers segments de la vertébrale elle-même. Or, et c'est là le point essentiel, tous ces rameaux et le gros tronc vertébral lui-même sont placés dans un véritable étui fibreux. Cette veine ne fait donc pas exception à la disposition que présentent la plupart des canaux du cou et de l'encéphale, c'est-à-dire qu'elle est inextensible, et que sa section reste béante lorsqu'on la divise transversalement. Elle doit ces caractères à ce qu'elle est entourée, ainsi que ses branches anastomotiques, par une gaine fibreuse qui n'est autre chose qu'une dépendance de la dure-mère.

Une coupe horizontale passant par le trou de conjugaison d'une verticale nous rendra parfaitement compte de la façon dont la dure-mère rachidienne se comporte vis-à-vis de la veine vertébrale et des racines nerveuses spinales. »

Suit une description de la façon dont la dure-mère tapisse le canal vertébral, se confondant avec le périoste. Puis il ajoute : « La veine verticale et ses rameaux anastomotiques sont donc environnés de toutes parts par une gaine fibreuse dépendant de la dure-mère; et il est probable que c'est la présence de cette gaine qui a fait croire à de bons observateurs, et à M. Trolard en particulier, que l'artère vertébrale était complètement enveloppée par cette veine. »

M. Ch. Labbé a probablement parcouru à la hâte mon travail, au moins sur ce point, car je n'ai pas avancé que l'artère fût entourée de tous côtés par la veine verticale, mais dans les trois quarts. Quant à l'étui fibreux, j'avais jugé inutile d'en parler, attendu que les prolongements de la dure-mère à travers les trous de conjugaison, et par suite dans le canal vertébral pour la région cervicale, étaient connus et décrits depuis longtemps.

M. Ch. Labbé reconnaît que la veine vertébrale est un sinus : je n'ai pas voulu démontrer autre chose. L'artère vertébrale fait-elle saillie dans la cavité de ce sinus? Cet anatomiste en convient. Pourquoi alors conclure qu'il n'y a aucune analogie à établir entre la carotide interne à son passage dans le sinus caverneux et l'artère vertébral à son passage dans la veine vertébrale?

Quant à la structure aréolaire du sinus, M. Labbé l'attribue à des séries de rameaux anastomotiques, les uns verticaux, les autres horizontaux. Les cloisons que j'ai décrites déterminent bien par place des conduits secondaires plus ou moins courts; mais ce ne sont pas là des rameaux particuliers, des veines collatérales de la veine vertébrale.

En 1885, M. Walther [1], qui n'a très certainement pas eu connaissance de ma thèse et du mémoire complémentaire que je fis paraître en 1870 dans les *Archives générales de médecine*, décrit aussi les veines vertébrales, après avoir reproché aux anatomistes de ne pas s'être occupés des origines de ces veines :

« Ces veines sont toujours multiples. La description classique ne montre qu'une ou deux veines vertébrales descendant dans le canal des apophyses transverses; mais on trouve toujours, au lieu d'une veine régulière, plusieurs branches, ordinairement trois ou quatre, fréquemment reliées entre elles et formant un véritable plexus qui, bien injecté, remplit complètement le canal qui le contient. Ce plexus se divise au niveau de chaque espace intertransversaire en deux groupes; l'un antérieur, qui entoure l'artère vertébrale, l'autre postérieur séparé du précédent par le nerf qui sort du trou de conjugaison. Ces plexus reçoivent les anastomoses échelonnées des veines intra-rachidiennes, qui forment les plexus périnerveux.

« ... Elles (les veines vertébrales) semblent formées, pour la plus grande partie, par l'extrémité supérieure des plexus antérieurs. Elles sont situées au-dessus de l'arc de l'atlas, et communiquent là, à plein canal, avec la grosse branche d'origine correspondante de la jugulaire postérieure. »

Si, pour M. Ch. Labbé, il existe une « série de rameaux anastomotiques, les uns verticaux, les autres horizontaux, réunissant surtout en arrière les divers segments de la vertébrale », pour M. Walther, c'est un plexus, dont il indique la disposition au niveau des espaces intertransversaires, mais dont il ne parle pas à propos de la portion pleine du canal; il indique seulement que le plexus, bien injecté, remplit complètement le canal.

On voit combien sont compliquées ces descriptions à côté de celle que j'ai donnée.

1. Ch. Walther, *Les veines du rachis*, Thèse inaug. 1885.

Au sujet des veines situées dans l'espace atloïdo-occipital, M. Walther fournit de longs développements :

« La fusion des plexus intra-rachidien antérieur et postérieur qui se fait à la partie supérieure du canal cervical, a pour résultat la formation d'une énorme masse veineuse, qui correspond à l'angle externe du canal. A la hauteur de l'atlas, cette nappe veineuse s'étale tout en conservant une épaisseur considérable (5 ou 6 millimètres) et empiète surtout sur la partie postérieure. Elle est recouverte dans toute son étendue par une lamelle fibreuse analogue à celle qui double les plexus longitudinaux intérieurs, et qui, assez souple pour permettre une facile et complète dilatation des vaisseaux qu'elle recouvre, est assez épaisse et assez résistante cependant pour en marquer la disposition et en rendre la préparation difficile.

Cette masse veineuse est l'aboutissant ou le point de départ de toutes les grosses veines de la région ; c'est par elle que se fait la plus large communication entre les veines intrarachidiennes, les veines extrarachidiennes et les veines de la cavité cranienne. Elle forme donc tant au point de vue anatomique qu'en raison de son rôle physiologique un véritable confluent central de veines intra- ou extrarachidiennes et intracraniennes.

« La disposition exacte des grosses veines flexueuses qui forment ce confluent *occipito-vertébral* est très difficile à déterminer à cause du tassement de ces veines et de leur adhérence au feuillet fibreux qui efface leurs contours. Alors même qu'on a enlevé avec précaution ce feuillet fibreux sans ouvrir la cavité des vaisseaux, on ne voit encore le plus souvent qu'une masse confuse, de laquelle se détachent de grosses branches, les unes verticales, les autres horizontales.

« Le confluent occipito-vertébral est immédiatement appliqué sur la concavité de l'arc de l'atlas qu'il déborde en haut et en bas, de sorte qu'après avoir détruit les ligaments occipito-atloïdiens et atloïdo-axoïdiens postérieurs, on l'aperçoit en fléchissant fortement la tête sous forme de deux gros bourrelets situés l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'arc de l'atlas...

« Tout autour du trou occipital existe un plexus composé de veinules assez grêles et qui est contenu dans un dédoublement du ligament atloïdo-occipital ; ce plexus vient se terminer dans le confluent auquel aboutissent, du reste, un grand nombre de veines qui,

à ce niveau, sont partout répandues dans l'épaisseur même des ligaments. Lorsque l'injection a refoulé le sang dans ces veinules sans les pénétrer, la section des ligaments de cette région présente presque un aspect caverneux, tant ils sont infiltrés de ramifications vasculaires...

« Le confluent se sépare en deux groupes de grosses veines qui sortent du canal rachidien, l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'atlas. Le premier est plus considérable; il paraît constitué autant par le plexus intrarachidien antérieur que par l'antérieur, et il est composé de quatre ou cinq veines parallèles qui se couchent presque horizontalement au-dessus de l'atlas. Il donne naissance à deux grosses veines ou plutôt à deux groupes de veines : les *jugulaires postérieures* et les *vertébrales internes* (trachéliennes internes de Breschet).

« Le groupe qui sort au-dessous de l'atlas forme d'autres branches de la jugulaire postérieure et la veine *vertébrale externe* (trachélienne externe de Breschet).

« Ainsi, le grand confluent occipito-vertébral peut être regardé comme l'origine commune des plexus intrarachidiens et des veines vertébrales et jugulaires postérieures, qui semblent se continuer à plein canal avec les premiers, en passant au-dessus ou au-dessous de l'atlas. »

Cette longue exposition peut, comme on l'a vu, se résumer en quelques mots : il ne s'agit, en réalité, que de la reproduction au niveau de l'espace atloïdo-occipital de la disposition anatomique qui existe tout le long du canal vertébral, toutefois plus marquée comme état aréolaire.

Quant au grand confluent, sans lui donner ce nom qui me paraît impropre, j'avais déjà indiqué que la veine vertébrale, dans sa position horizontale, recevait la veine condylienne postérieure, une veine venant du confluent condylien antérieur et la jugulaire postérieure; puis allait se terminer dans le plexus intrarachidien antérieur.

Quant aux énormes masses veineuses, quant aux plexus à gros bourrelets et à l'état caverneux du ligament atloïdo-occipital postérieur, qui n'est pourtant qu'une lamelle celluleuse très ténue, il faut, comme je l'ai dit, les attribuer aux suffusions des injections solidifiantes.

DES VEINES MÉNINGÉES.

Les *veines méningées* — je ne m'occupe ici que des deux veines qui accompagnent la branche antérieure de l'artère méningée moyenne — ne sont pas seulement les satellites de cette artère; elles ont, en outre, un double rôle à remplir.

D'abord, elles constituent — ou plus exactement l'une d'elles constitue — un grand canal de dérivation ostéo-fibreux, un sinus par conséquent, qui établit une large communication entre le sinus longitudinal supérieur et le sinus caverneux, c'est-à-dire entre le système veineux cranien postérieur et l'antérieur; c'est l'analogue de l'arc anastomotique antéro-postérieur des sinus rachidiens longitudinaux.

De cette première fonction dévolue aux veines méningées, je ne m'occuperai pas aujourd'hui, me réservant de la traiter ultérieurement. Je n'ai à envisager aujourd'hui que la seconde, pour laquelle ces veines présentent, par rapport à l'artère méningée, une disposition analogue à celle de la veine vertébrale et du sinus caverneux par rapport aux artères correspondantes.

Lorsque, dans le sillon osseux étendu du trou petit-rond au bord supérieur du pariétal et passant dans le voisinage du ptérion, on ouvre les deux veines méningées moyennes, et lorsqu'on rabat de chaque côté sur l'artère la partie de la section qui correspond à celle-ci, le vaisseau artériel fait saillie dans chacune des deux cavités veineuses ainsi ouvertes.

Il n'y a pas une seule cavité comme pour l'artère vertébrale; mais bien peu s'en faut, car sur la plus grande partie du trajet artériel, les deux parois veineuses sont adossées ou séparées par un très petit intervalle. Lorsque cet espace atteint une certaine largeur, des canaux à direction oblique et placés de distance en distance relient les deux veines.

Par places, surtout au voisinage du ptérion et sur une longueur variant de 1 à 3 centimètres, les parois adossées ont disparu; il y a alors une seule cavité, que j'ai vue avoir jusqu'à 7 millimètres de largeur, dans laquelle l'artère est entièrement libre dans les deux tiers antéro-externes de sa circonférence. Au-dessus du ptérion, au point où les veines méningées reçoivent en arrière les veines pariétales moyennes et en avant les veines frontales et

orbitaires, toutes ces veines fusionnent et forment une cavité unique pouvant avoir jusqu'à 1 centimètre de diamètre et dans laquelle baignent les artères.

Dans la partie inférieure, c'est-à-dire vers le trou petit-rond, il n'est pas rare de rencontrer de chaque côté de l'artère de nombreux petits pertuis, qui font communiquer les deux veines en arrière de ce vaisseau.

Enfin, on rencontre assez souvent, surtout en bas, des brides fibreuses allant en rayonnant de la circonférence de l'artère aux parois veineuses. Elles sont ordinairement très ténues; d'autres, encore plus petites et plutôt lamelleuses, se trouvent dans l'angle rentrant formé en arrière par l'adossement de l'artère et des veines.

C'est, comme on voit, la répétition à très peu de chose près de la disposition anatomique que j'ai décrite pour l'artère et la veine vertébrales. L'artère méningée, adhérente à la dure-mère par le tiers interne de sa circonférence, est libre, ou à peu près libre, par les deux autres de cette circonférence. Dans certains cas, comme je l'ai dit, elle est complètement dégagée.

La disposition réticulaire n'est là qu'à l'état rudimentaire et non constante; mais elle se rencontre assez souvent pour qu'il en soit fait mention.

J'ajouterai que cette description ne s'applique qu'à la partie des veines méningées située entre le ptérion et le trou petit-rond, et un peu au-dessus du ptérion. Dans ces régions, la disposition est facilement constatable. A part certains cas où ces vaisseaux acquièrent, dans leur branche antérieure, un développement considérable, elle n'est plus constatable au-dessus du *carrefour veineux* dont j'ai parlé plus haut.

L'analogie ne s'arrête pas là. Avant de pénétrer dans l'intérieur du crâne, l'artère méningée baigne également dans le sang veineux. Elle occupe la partie postérieure de la citerne ptérygoïdienne, la veine qui l'accompagne dans son passage à travers le trou petit-rond venant se jeter dans ce réservoir. Je dis : la veine, parce que l'autre veine méningée ne communique pas directement avec le réservoir. Le plus ordinairement, celle-ci se jette, soit dans le sinus caverneux, soit dans la veine du trou ovale. Je n'insiste pas sur ce dernier point qui n'a rien à voir dans mon sujet; je ne fais que le signaler en passant. J'y reviendrai ultérieurement.

Applications physiologiques.

Il ressort de ce que je viens de dire que les grosses artères qui se rendent à l'encéphale ou aux méninges font saillie dans des cavités veineuses sinusiennes, et baignent par conséquent dans le sang veineux avant de fournir leurs branches terminales.

Ce n'est là, pourra-t-on dire, que l'exagération d'un fait anatomique très fréquent, qui nous montre dans nombre de régions une artère entre deux veines, plus ou moins recouverte par ces veines, le tout enveloppé d'une atmosphère celluleuse ou même d'une véritable gaine. Soit! mais on m'accordera qu'une telle exagération mérite d'être signalée et d'être prise en considération, comme on m'accordera bien qu'une disposition anatomique habituelle de certaines parties du corps ne subit pas sans raison une pareille modification dans d'autres régions. Évidemment, cela a un but; quel est ce but?

Un premier effet, celui-là incontestable, est de favoriser le cours du sang veineux. Partout où artère et veines satellites sont contiguës, l'expansion artérielle a une grande influence sur la progression du sang noir. Ici, cette influence devait être augmentée, le système veineux de la région n'ayant pas de valvules. C'est pourquoi l'artère a été placée au milieu du liquide à faire mouvoir; de la sorte, l'ébranlement produit sur sa circonférence se transmet directement à ce liquide. Si l'on ajoute que les parois du canal qui contient le liquide à mettre en mouvement sont inextensibles, on voit que toute la force produite par l'expansion artérielle sera pour ainsi dire intégralement utilisée.

Cette explication me paraît rationnelle; elle n'est en somme que l'extension de celle qui est admise par les physiologistes pour la circulation dans les veines situées au voisinage des artères. Il s'agissait ici, en raison de l'absence d'un mécanisme qui, dans les autres veines, joue un rôle important, de retirer le maximum d'effet d'une même production de force.

Le second effet me paraît avoir une explication aussi rationnelle que le premier; seulement, tandis que celui-ci se produit à tous les moments de la circulation normale, le second n'a lieu que dans les conditions qui retardent la circulation veineuse, notamment dans l'effort.

Dans l'effort prolongé, comme dans l'accouchement par exemple, et dans toutes conditions qui empêchent le sang veineux d'affluer au centre, l'extrémité céphalique se congestionne bien plus rapidement que les autres parties du corps en raison de sa proximité du cœur, et pendant que le sang veineux y est retenu, le cœur n'en continue pas moins à battre et à irriguer les artères. Or, n'y aurait-il pas alors le plus grand danger pour la délicate pulpe cérébrale à continuer à recevoir la même quantité de sang artériel?

Pendant un temps plus ou moins long, le danger peut être évité. En effet, du côté de la convexité du cerveau, nous avons les lacs sanguins que j'ai décrits, qui sont de véritables organes dérivatifs de sûreté, et agissent soit en emmagasinant une certaine quantité de sang, soit en ouvrant les canaux de diploë. D'une autre part, du côté de la base du cerveau, le sinus intercaverneux, la citerne ptérygoïdienne, la jugulaire postérieure reçoivent aussi une notable quantité de sang. Mais toutes ces voies d'échappement ne sauraient suffire pour obvier aux désastres que causerait une stase prolongée au delà d'un certain temps. Il faut, si la situation se prolonge, que, sous peine de voir éclater les tuyaux, la quantité du liquide affluant diminue et se réduise à celle qui, au retour, arrive jusqu'au cœur.

Eh bien! voici ce qui très probablement se passe. Les sinus caverneux et carotidien, les sinus vertébraux et les sinus méningés sont à ce moment remplis de sang, lequel est à une tension élevée. Cette tension provoque une réaction d'autant plus énergique que la première s'élève davantage; le liquide ainsi *soumis à une forte pression* n'a pas d'action sur les parois résistantes des sinus, mais il réagit sur les parois artérielles dépressibles, les comprime et efface plus ou moins le calibre des vaisseaux. De cette façon, se trouve sensiblement diminué le débit artériel; de cette façon, le danger est conjuré.

Pour l'artère vertébrale et l'artère méningée moyenne, les longs canaux rigides qui les reçoivent sont suffisants pour déterminer cette action. Quant à la carotide interne, le mécanisme qui amène sa compression est plus complexe.

Au niveau du sinus caverneux, maintenue fixée, comme je l'ai dit, à la dure-mère par ses faces supérieure et externe, elle ne peut être comprimée qu'en bas et en dedans. En bas, c'est le sinus caverneux qui agit. En dedans, c'est le sinus intercaverneux quand l'artère n'est pas en contact avec l'hypophyse. Mais quand ce contact

existe, c'est cet organe qui, devenu turgescent, vient comprimer la carotide. Il se passe là en petit ce que nous allons voir se passer, sur une plus grande échelle, au niveau de la thyroïde, avec laquelle la partie glandulaire du corps pituitaire présente comme structure la plus grande analogie. Les artérioles fournies par la carotide interne à l'hypophyse sont nombreuses. Je crois qu'on en a exagéré le nombre en disant que ce sont elles qui constituent tout le réticulum du sinus caverneux. Toutefois, elles me paraissent, eu égard au volume du corps pituitaire, être proportionnelles à celles qui vont au corps thyroïde.

L'action compressive est, en effet, très réduite au niveau du corps pituitaire, et dans le canal carotidien, dont le sinus est rudimentaire; c'est plus bas, au niveau de la thyroïde, qu'elle a lieu et par l'intermédiaire de la carotide primitive.

On connaît les rapports de ce vaisseau avec le bord postérieur de la thyroïde. Que celle-ci par l'apport du sang se gonfle et devienne plus dense, elle appliquera l'artère contre la colonne vertébrale et affaissera plus ou moins les parois de celle-ci. Or, dans l'effort, la thyroïde se remplit du sang qui lui est amené par de nombreux et volumineux vaisseaux et peut-être même par les veines thyroïdiennes; l'effet de cette sorte d'érection sera donc l'aplatissement d'avant en arrière de la carotide.

Ce rôle mécanique de la thyroïde signalé déjà par quelques observateurs, notamment par des accoucheurs, me paraît indiscutable; et c'est grâce à cette fonction de l'organe (je ne dis pas que ce soit sa seule fonction) que la plus grande canalisation artérielle de l'encéphale a son débit notablement diminué et que de graves dangers sont ainsi évités à cet organe.

En somme, pour assurer aux masses centrales nerveuses la pression invariable et constante, qui est admise par presque tous les auteurs, il y a : 1° le liquide céphalo-rachidien; 2° les lacunes veineuses; 3° l'appareil veineux dont il vient d'être question. Il resterait à déterminer dans quel ordre doivent être classés ces différents moyens, en tenant compte de leur importance.

Quant à la structure aréolaire de nos sinus veineux, je suis plus embarrassé pour dire quel est son rôle, car évidemment elle a aussi un rôle à remplir; elle ne saurait être seulement un simple ornement ou une fantaisie de la nature.

Ces brides et ces cloisons ont-elles pour but de transmettre plus

profondément à la masse sanguine des sinus les vibrations de l'expansion artérielle? Jouent-elles le rôle de travées érectiles à certains moments? En emprisonnant dans leurs cavités le liquide sanguin, l'empêchent-elles de fuir trop facilement, lorsque doit se produire son action de compression sur l'artère? Je livre ces hypothèses pour ce qu'elles valent.

En résumé, les artères qui se rendent à l'encéphale sont munies d'un appareil veineux qui a pour but : 1° de favoriser puissamment la circulation veineuse à l'état normal; 2° d'éviter à l'encéphale les accidents qui pourraient survenir à la suite d'un stade sanguin prolongé.

Explication de la planche XIV.

Figure I. — Coupe transversale et horizontale de l'artère et de la veine vertébrales.
1. Veine vertébrale.
2. Artère vertébrale.

Fig. II. — Veine vertébrale ouverte en avant.
1. Veine vertébrale.
2. Artère vertébrale (saillie de l').

Fig. III. — Coupe verticale antéro-postérieure de la portion horizontale de la veine vertébrale.
1. Veine vertébrale.
2. Artère vertébrale.

Fig. IV. — Veine vertébrale dans l'espace atoïdien-occipital. Sa paroi postérieure est en grande partie réséquée.
1. Veine vertébrale.
2. Artère vertébrale (saillie de l').
3. Veine condylienne postérieure.

Fig. V. — Veine vertébrale à son entrée dans le sinus rachidien.
1. Veine vertébrale.
2. Artère vertébrale.
3. Sinus rachidien antérieur.

CORPS ÉTRANGERS D'ORIGINE ANIMALE

CHEZ LE

PYTHON DE SÉBA

Par M. HUET

Maître de conférences à la Faculté des sciences de Caen.

Depuis que l'on s'est occupé des parasites, on a souvent observé qu'un grand nombre d'animaux ou d'objets divers peuvent se trouver mélangés aux déjections, tout en n'étant véritablement que des corps étrangers : c'est ce qu'on appelle des *Pseudo-parasites*; mais si je m'en rapporte à mes lectures, on n'a jamais signalé rien d'analogue à l'observation suivante qui est précisément la contre-partie des faits indiqués plus haut. Ayant eu l'occasion de disséquer un *Python de Séba*, de 3 mètres de long environ, mort dans une ménagerie de Caen qui l'avait acquis trois mois avant au Havre, j'ai trouvé dans toute la moitié postérieure du corps, plongés dans le tissu cellulaire sous-cutané, mais plus près des muscles de la queue ou du tronc que du tégument, de petits corps brun verdâtre, allongés, légèrement atténués à leurs extrémités, renflés dans leur partie moyenne, fusiformes par conséquent. Leur grand axe était parallèle à celui du Python. Ces petits corps étaient rangés en séries linéaires, mais irrégulièrement espacés; quelques-uns se touchaient ou chevauchaient les uns sur les autres, puis la série était interrompue et recommençait un peu plus loin. Leurs dimensions étaient pour les plus petits de 2 millimètres de long sur moins de 1 millimètre de large, pour les plus volumineux de 10 à 12 millimètres de long sur 2 à 3 1/2 de large.

Ces corps, dépourvus d'enveloppe propre, étaient entourés par une membrane kystique due à la condensation autour d'eux du tissu conjonctif ambiant. En ayant isolé un certain nombre avec leur enveloppe, je n'ai pu constater aucune trace extérieure d'organisation; ayant déchiré avec des aiguilles la paroi de leurs kystes, j'ai trouvé des masses friables, se dissociant facilement et ayant tous les caractères propres aux matières fécales des animaux annelés. L'examen microscopique a confirmé cette opinion.

Au milieu d'une substance amorphe jaunâtre, renfermant un grand nombre de granulations et des débris plus ou moins irréguliers impossibles à déterminer, j'ai trouvé en effet des Diatomées, des débris de carapace d'Acariens, des pièces chitineuses paraissant avoir appartenu à des appendices locomoteurs ou masticateurs d'Insectes, et enfin des spicules d'Éponges, généralement brisées, quelquefois intactes, ayant alors la forme d'épingles à tête arrondie. J'ai cru aussi, mais je ne puis l'affirmer, reconnaître des *Coccidies* avec des corps falciformes en voie de développement.

J'ai dû conclure par conséquent que j'avais affaire à des matières fécales déposées dans le tissu cellulaire sous-cutané du Python, par des parasites dont les dimensions devaient être relativement considérables, étant donné le volume des matières qu'ils avaient abandonnées pendant leur passage à travers les tissus de leur hôte.

Ces êtres, d'après les renseignements fournis par les résidus de leur digestion devaient avoir un habitat aquatique ou du moins vivre dans un milieu très humide. Mais quels étaient-ils? N'en ayant pu trouver aucun débris, je ne puis formuler à ce sujet que des hypothèses. J'ai bien trouvé dans l'extrémité inférieure du poumon de ce même *Python* des *Pentastomes* de très grande taille; mais ce que nous savons du développement et de l'évolution de ces animaux ne permet pas de leur attribuer les productions signalées plus haut.

Ce qui est probable, c'est que les êtres qui les ont laissées derrière eux ont dû s'introduire dans les tissus de leur hôte par l'extrémité postérieure du corps, sans doute par le cloaque, que leur pénétration a dû se faire en outre avec rapidité, puisqu'on trouve vers le milieu du corps de l'hôte, à 1 m. 50 par conséquent du point présumé de leur pénétration, des résidus de substances alimentaires qu'ils n'ont évidemment pu ingérer qu'au moment où ils menaient une vie indépendante.

Il faut admettre ensuite, qu'après un laps de temps indéterminé, ou bien le parasite sera mort dans les tissus de son hôte et aura été résorbé complètement, ce qu'on s'explique mal étant donnée la nature certainement chitineuse de son tégument et particulièrement de ses pièces buccales, tandis que ses excréments seraient restés comme témoins de son passage, ou bien, ce qui est plus plausible, ce parasite aura subi des métamorphoses ultérieures qui nous sont inconnues. Ce que je puis dire seulement, c'est qu'une dissection attentive et prolongée ne m'a permis d'en trouver aucune trace.

Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. P. BRODARD.

LE PLACENTA DES RONGEURS

Par Mathias DUVAL

(Suite[1].)

SECONDE PARTIE

DE L'INVERSION DES FEUILLETS CHEZ LES RONGEURS

Après avoir étudié le placenta chez le lapin, et au moment de continuer cette étude chez le rat, la souris et le cochon d'Inde, mammifères qui présentent le singulier phénomène connu sous le nom d'*inversion des feuillets blastodermiques*, il est indispensable que nous examinions ce que c'est que cette prétendue inversion.

Cette singulière disposition morphologique, découverte en 1852 par Bischoff chez le cochon d'Inde, consiste, en apparence, en ce que, chez cet animal, il existerait deux feuillets blastodermiques primaires, l'un externe, l'autre interne, comme chez tous les autres vertébrés, mais le feuillet interne, au lieu de donner naissance au tube digestif et à ses annexes, serait l'origine du système nerveux, des organes des sens, de l'amnios; par contre, le feuillet externe, au lieu de former le système nerveux, etc., formerait le tube digestif. Ce serait donc ici, contrairement à la loi générale, le feuillet externe qui mériterait le nom d'intestino-glandulaire, et le feuillet interne celui de nervoso-sensoriel. Il y aurait donc *inversion*, soit qu'il faille entendre par là que les origines blastodermiques sont ici inverses de la règle générale, c'est-à-dire que ce qui est fourni d'ordinaire par l'ectoderme provient ici de l'entoderme, soit qu'il faille entendre par le mot inversion un simple déplacement des feuillets, l'ectoderme occupant une situation interne, l'entoderme une situa-

1. Voy. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, juillet 1889, p. 309; novembre 1889, p. 573; janvier 1890, p. 1; juillet 1890, p. 273.

tion externe. — Enfin l'inversion, une fois les premiers linéaments de l'embryon apparus, se traduit encore par cette disposition singulière, conséquence des précédentes, à savoir que l'embryon du

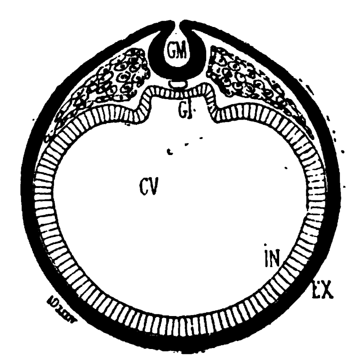


Fig. XXXIV. — Schéma des feuillets blastodermiques d'un œuf quelconque de vertébré. Comme dans nos schémas précédents, l'ectoderme est figuré par un trait noir épais; l'entoderme est représenté comme un épithélium cylindrique; le mésoderme est figuré par des cellules arrondies.

cochon d'Inde ne tourne pas, comme l'embryon des autres mammifères, son côté ventral vers l'intérieur de l'œuf et son côté dorsal vers l'extérieur, mais il regarde la cavité de l'œuf par sa face dor-

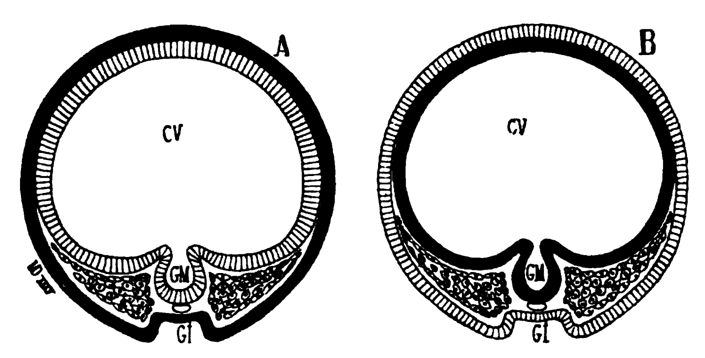


Fig. XXXV. — Schéma de l'inversion des feuillets. L'embryon a sa face dorsale (GM, gouttière médullaire) en dedans, sa face ventrale (GI, gouttière intestinale) en dehors (comparer avec les dispositions normales de la fig. XXXIV). — La figure A représente l'hypothèse d'une inversion quant aux dérivés, la figure B celle d'une inversion quant à la situation des feuillets.

sale (voir la gouttière médullaire, GM, dans les schémas A et B de la fig. XXXV), tandis que sa face ventrale regarde en dehors (voir la gouttière intestinale, GI, fig. XXXV). — Les schémas A et B, de la figure XXXV, représentent cette inversion, comparativement à la disposition générale donnée par la figure XXXIV; en A (fig. XXXV)

est exprimée l'hypothèse que la signification morphologique des feuillets serait changée, c'est-à-dire que, par exemple, l'entoderme donnerait naissance aux formations qui sont ailleurs d'origine ectodermique (par exemple la gouttière médullaire GM); en B est exprimée l'hypothèse que les deux feuillets ont conservé leur signification morphologique quant à leurs dérivés, mais que leur situation est changée, l'ectoderme étant en dedans, l'entoderme en dehors.

Cette disposition problématique des feuillets et de l'embryon chez le cochon d'Inde, découverte par Bischoff, confirmée par Reichert et par Hensen, entre autres, n'a reçu son explication que dans ces dernières années, grâce aux études faites notamment sur la souris et le rat, qui présentent cette même inversion, mais avec des dispositions qui ont permis de trouver des transitions entre le type normal et la forme exceptionnelle. Il est du plus grand intérêt pour nous d'étudier les feuillets blastodermiques de cette série de rongeurs, et cela pour plusieurs raisons.

La première raison, c'est que, inversion des feuillets et origine de l'ectoplacenta ne sont chez ces rongeurs qu'une seule et même question. C'est pendant les phénomènes singuliers, bien connus aujourd'hui, qui produisent cette inversion apparente, que se constitue, en rapport direct avec ces phénomènes, la lame, ou, pour mieux dire, les doubles lames ectoplacentaires de ces mammifères. Bien plus, ce sont les conditions dans lesquelles se trouvent, par rapport à la cavité utérine, l'ectoplacenta en voie de formation, qui déterminent le processus aboutissant à l'inversion; c'est-à-dire que l'ectoplacenta nous fournira l'explication du mécanisme et de la cause première de ce retournement, et ce sera là la partie vraiment originale de cette étude, puisque, dans la partie descriptive, nous ne ferons guère que schématiser les faits observés par Kupffer et Selenka, et vérifiés par nous.

Une seconde raison d'une portée plus générale, c'est qu'il est essentiel de montrer que la vésicule blastodermique du cochon d'Inde, du rat et de la souris ne fait exception qu'en apparence aux lois si bien établies par de Baer et par Hensen sur la signification morphologique de ses feuillets. Sous l'impression produite par la découverte de Bischoff, et avant qu'on en eût trouvé l'explication, les embryologistes avaient été singulièrement ébranlés dans leurs convictions relativement à la signification générale des feuillets considérés comme organes primaires, et les uns voyaient dans le

fait de l'œuf des rongeurs une disposition s'opposant à l'établissement d'aucune loi générale en embryologie, les autres une anomalie dont il fallait laisser la signification en suspens jusqu'à ce que des recherches plus approfondies en eussent précisé la valeur. C'est pourquoi presque tous les traités classiques d'embryologie sont restés à peu près muets sur le cas des rongeurs à blastoderme inversé, se contentant d'une brève allusion pour signaler, sans la décrire, la particularité en question, et indiquer son caractère problématique et exceptionnel.

Ainsi Kœlliker (*Embryologie*, trad. franc.), peu disposé à se rallier à la théorie du transformisme et de l'évolution, et notamment à la théorie de la gastrula de Hœckel, invoque le cas du cochon d'Inde comme argument contre ces tentatives de généralisation, trop prématurées à son gré : « Si, dit-il, l'ontogénie n'était qu'une phylogénie abrégée, l'ontogénie ne devrait offrir aucun phénomène qui ne se trouvât aussi dans l'histoire de la descendance. Comment alors expliquer ce fait extraordinaire que les ontogénies d'animaux très rapprochés (lapin, cochon d'Inde) peuvent différer tellement qu'il devient impossible de les dériver l'une de l'autre [1] ? » (*op. cit.* p. 409). Et plus loin (p. 410) : « Quel moyen d'admettre avec cette théorie, qu'un œuf de rongeur, après la segmentation accomplie, arrive à une inversion des feuillets blastodermiques comme elle a lieu chez le cochon d'Inde ? De telles transformations des œufs et des embryons sont conciliables avec la théorie de l'évolution telle que je la comprends; seulement, quiconque l'admet, renonce en même temps à la doctrine de Darwin et de Hœckel, pour se rallier à la conception d'un développement marchant par saccades et gouverné par des causes intimes. » La question est si grave, que, dans sa préface à cette même traduction française de Kœlliker (p. VIII), Lacaze-Duthiers n'hésite pas à prendre le cas du cochon d'Inde comme exemple des dangers auxquels s'exposerait la zoologie en prêtant trop de confiance aux données embryologiques dans leurs applications aux classifications : « L'un des résultats, qu'on peut citer comme fort curieux dans cet ordre d'idées, est celui qu'ont fourni les observations sur le développemeut du cochon d'Inde. La position des feuillets blastodermiques et de la vésicule ombilicale de cet animal offre, paraît-il, des caractères entièrement différents de

1. Nous montrerons que précisément la disposition des annexes du cochon d'Inde dérive tout naturellement de celle des mêmes parties chez le lapin.

ceux qu'on observe dans le groupe des rongeurs. Faut-il, d'après cela, en s'inclinant devant la valeur du caractère embryologique, considérée comme absolue, éloigner le cobaye du groupe des rongeurs, groupe dans lequel les adultes constituent un ensemble d'êtres naturels à tous les points de vue? Ce serait là un résultat bien absolu, et qui, par son étrangeté, répugnera à tous les zoologistes. D'autre part, est-il bien certain que les observations ne doivent pas être reprises sur ce sujet, rendu aussi intéressant que curieux par l'exception qu'il présente? »

De son côté, Balfour (*Embryol.*, trad. fr., tome II, p. 250) s'exprime en ces termes : « Peut-on concevoir que ce qui est l'hypoblaste dans une espèce devienne l'épiblaste dans une espèce très voisine? Pour moi, je ne puis le concevoir, et je suis réduit à l'hypothèse que, dans le cours de la fixation de l'œuf aux parois de l'utérus, il se produit une rupture des parois de la vésicule blastodermique et qu'elle se retourne de dedans en dehors... Il faut reconnaître cependant que dans l'état actuel de nos connaissances sur le développement de l'œuf il n'est pas possible d'imaginer une explication satisfaisante de la manière dont cette inversion peut s'effectuer. »

Aussi n'est-ce pas la première fois que j'aborde cette question qui me préoccupait depuis longtemps, surtout au point de vue des leçons que, depuis 1880, je professe à l'école d'Anthropologie sur l'embryologie générale et comparée. En effet, en 1884 parut le mémoire où Sélenka, grâce aux recherches de Kupffer et aux siennes propres, donne l'explication complète de l'inversion. A cette époque je m'occupais déjà du placenta des rongeurs, et j'avais réuni de bonnes coupes de l'utérus gravide du rat, de la souris et surtout du cochon d'Inde. Sur ces préparations je vérifiai quelques-uns des stades étudiés par Selenka, et je résolus de faire une série de leçons, à l'école d'Anthropologie, sur les feuillets inversés des rongeurs, heureux de pouvoir enfin m'expliquer sur un cas qui faisait tache dans l'ensemble de la théorie du blastoderme. Tel fut en effet le sujet de mon cours pendant tout le mois de mai 1886. Et je fus heureux de voir qu'un de mes auditeurs, plus tard agrégé des facultés de médecine, M. Assaky, ayant recueilli cette partie de mes leçons, put s'en servir pour la rédaction de sa thèse sur le blastoderme, en reproduisant les figures qui servaient à mes démonstrations [1].

1. Georges Assaky, *Origine des feuillets blastodermiques chez les vertébrés* (Thèse d'agrég. de Paris, 1886). Voir p. 120 et figures 37, 38 et 39.

Enfin une dernière raison qui justifie les détails dans lesquels nous allons entrer sur l'inversion, c'est que, à propos du placenta du lapin, nous avons étudié des faits nouveaux relatifs aux dispositions de ses annexes, notamment l'atrophie d'un hémisphère de la vésicule, et le retournement de l'autre hémisphère. Or ces dispositions constituent déjà un premier degré d'inversion des feuillets, et c'est grâce à elles qu'il est possible aujourd'hui de faire une série graduelle depuis les rongeurs considérés comme ayant les feuillets normalement disposés (lapin) jusqu'à ceux qui présentent l'inversion la plus complète et la plus énigmatique. A la fin de la gestation (ci-dessus fig. XXIII) l'œuf du lapin (ses annexes) est disposé de telle manière que la plus grande étendue de sa surface extérieure est formée par l'entoderme; c'est là un premier degré d'inversion. En prenant pour point de départ ce phénomène, et en le faisant accompagner d'une production très rapide de l'amnios, anticipant sur la formation de l'embryon, on arrive à une conception très simple et suffisamment exacte du processus d'inversion des feuillets.

Nous allons rapidement faire ces opérations schématiques : il nous semble que, grâce à elles, le lecteur, ayant déjà connaissance du résultat final auquel nous devons le mener, suivra avec plus d'intérêt et de facilité les études complexes qui le conduiront ultérieurement à ce résultat, et pourra à chaque pas apprécier le chemin parcouru.

Il s'agit de voir comment un œuf, tel que celui représenté par la figure XXXIV, peut se transformer en l'un des états représentés dans les schémas A et B de la figure XXXV, et de reconnaître auquel de ces deux derniers schémas il répondra après sa transformation.

Supposons un œuf semblable à celui de la figure XXXIV, avec sa gouttière médullaire (GM) et sa gouttière intestinale (GI), et sur lequel ont déjà paru les replis amniotiques (AM); cet œuf est représenté dans la figure XXXVI, A, sauf que, pour plus de simplicité, nous ne figurons pas le mésoderme. Supposons qu'alors l'embryon (gouttières médullaire et intestinale) s'arrête dans son développement, tandis que l'ammios s'achève et descend dans la cavité du vitellus, comme s'il contenait un embryon de plus en plus volumineux. Nous voyons (fig. XXXVI, *B*) le sac amniotique, avec le rudiment d'embryon, refouler au-dessous de lui l'hémisphère supérieur de la vésicule ombilicale. A un stade un peu plus avancé, le sac amniotique étant près de s'occlure (fig. XXXVII, *C*), on voit la

cavité vitelline, ou cavité de la vésicule ombilicale, par suite du refoulement sus-indiqué, prendre, sur la coupe, une forme en croissant, avec concavité en haut, et par suite l'entoderme dessiner deux par-

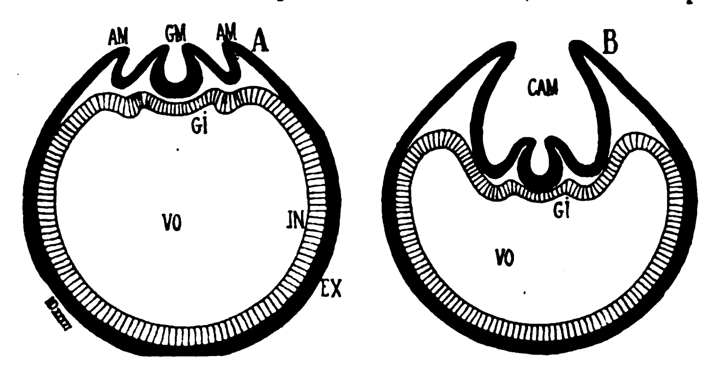


Fig. XXXVI. — Schéma du début de l'inversion.
En A, œuf ordinaire de mammifère : — VO, cavité de la vésicule blastodermique; — GI, gouttière intestinale; — GM, gouttière médullaire; — AM, AM, replis amniotiques.
En B, l'embryon restant stationnaire dans son développement, l'amnios continue à se former.

cours bien différents, l'un dans la concavité du croissant, l'autre dans sa convexité. C'est là un processus d'invagination que nous

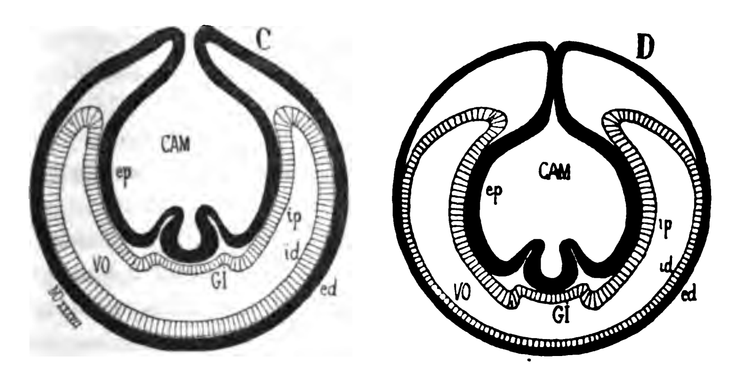


Fig. XXXVII. — Suite du processus schématique de l'inversion.
En C, l'amnios près de s'occlure, et invaginant l'entoderme : CAM, cavité de l'amnios; — VO, cavité de la vésicule ombilicale; — *ip*, entoderme proximal; — *id*, entoderme distal; — *ep*. ectoderme proximal; *ed*, ectoderme distal.
En D, les feuillets distaux (*id* et *ed*) commencent à s'atrophier.

connaissons chez le lapin, où nous avons désigné ces deux régions de l'entoderme, la première sous le nom d'hémisphère supérieur, la seconde sous le nom d'hémisphère inférieur de la vésicule ombilicale. Ces dénominations sont trop longues, et nous entraveraient pour désigner des parties que nous devrons à chaque instant indi-

quer dans ces études sur l'inversion. Adoptant, selon une nomenclature qui tend à s'introduire dans l'embryologie, les termes de *proximal* pour ce qui, dans une même formation, est plus près du centre, et de *distal* pour ce qui en est plus éloigné, nous appellerons désormais *entoderme proximal* celui de l'hémisphère supérieur (*ip*, fig. XXXVII et suivantes), et *entoderme distal* (*id*, *ibid.*), celui de l'hémisphère inférieur; de même nous pourrons employer les expressions d'*ectoderme proximal* et d'*ectoderme distal* pour les régions correspondantes de l'ectoderme (*ep* et *ed*, dans les mêmes

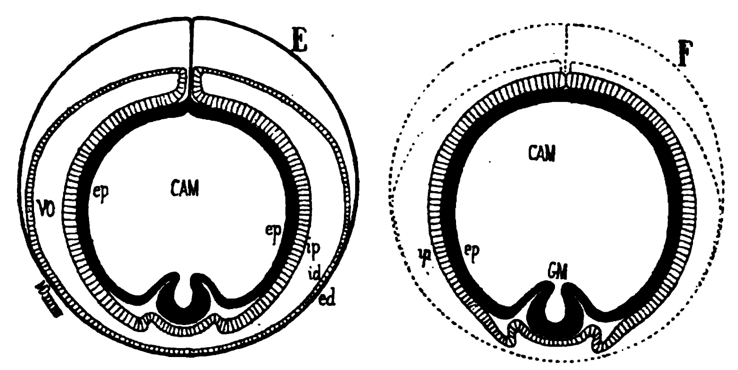


Fig. XXXVIII. — Achèvement de l'inversion.
En E, atrophie très avancée des feuillets distaux (*id* et *ed*).
En F, les feuillets distaux ont disparu (les lignes ponctuées indiquent seulement leur place antérieure). — A cet état l'œuf est identique à l'œuf inversé du schéma B de la fig. XXXVI. — La cavité de cet œuf est une cavité amniotique (CAM).

figures, où on voit que, par exemple, l'ectoderme proximal n'est autre chose que l'ectoderme du sac amniotique).

Or, quand l'amnios est fermé (fig. XXXVII, D), supposons que l'entoderme distal et l'ectoderme distal commencent à s'atrophier, ce qui est représenté par sa moindre épaisseur dans le schéma D, nous ne ferons, ici encore, qu'une hypothèse bien légitime, car ce processus d'atrophie, comme celui d'invagination, nous l'avons observé chez le lapin. Or voyons à quoi nous conduira un semblable processus, l'atrophie s'accentuant de plus en plus, en même temps que la cavité amniotique devient de plus en plus ample. La figure XXXVIII, E, nous montre l'œuf arrivé ainsi à être constitué par un entoderme proximal et un ectoderme proximal bien développés, tandis que les feuillets distaux (*ed* et *id*) tendent à disparaître. Un pas de plus, et nous obtenons le schéma F de la figure XXXVIII, où les feuillets distaux entodermique et ectodermique ont disparu

(leur place antérieure est indiquée par des lignes ponctuées) et l'œuf se trouve réduit à l'entoderme proximal qui est en dehors, et à l'ectoderme proximal qui est en dedans. Mais cet œuf (sauf le détail du mésoderme omis à dessein sur le schéma) est identique à celui de la fig. XXXV, B; c'est un œuf à feuillets inversés, et l'embryon, dont le développement va reprendre, tournera son dos (G M, gouttière médullaire) vers l'intérieur de la cavité de l'œuf, et son ventre (GI, gouttière instestinale) vers l'extérieur. Seulement la cavité de cet œuf (CAM) n'est pas une cavité vitelline, blastodermique, ombilicale (comme CV de la fig. XXXIV), mais purement et simplement une cavité amniotique. Nous voyons donc que l'inversion des feuillets correspond non pas à un changement de leur signification morphologique quant à leurs dérivés (fig. XXXV, A), mais à un changement de position (XXXV, B).

Toutes les hypothèses que nous avons faites étaient tirées de ce que nous avons vu sur l'œuf du lapin, une seule excepté, celle d'un arrêt de développement des premiers linéaments de l'embryon; or c'est précisément un fait semblable qui, chez les rongeurs que nous avons à étudier, se produira, mais d'une manière plus radicale encore : l'embryon ne s'arrêtera pas, dans un développement commencé, pour laisser l'amnios le devancer dans sa formation et son occlusion; l'embryon ne commencera à apparaître que lorsque la cavité amniotique sera complètement achevée, de sorte que l'amnios précédera complètement l'embryon qu'il doit envelopper. L'inversion se réduit donc, à cet égard, à une anticipation complète entre les formations amniotique et embryonnaire : chez les vertébrés inférieurs l'embryon se forme et demeure sans annexes (batraciens); chez les oiseaux, l'embryon se forme, puis développe ses annexes; chez la plupart des mammifères, la formation de l'embryon et celle de ses annexes marchent à peu près parallèlement; enfin, chez les rongeurs à feuillets inversés, les annexes se développent d'abord, et c'est seulement ensuite que l'embryon apparaît dans leur intérieur.

Nous diviserons cette étude de la manière suivante :

D'abord l'indication du problème de l'inversion, tel qu'il a été posé par les recherches de Bischoff et de Reichert sur le cochon d'Inde seul.

Aussitôt après, la solution du problème telle qu'elle résulte des travaux récents de Kupffer, de Selenka, et de nos recherches de contrôle, sur l'embryologie comparée de divers rongeurs.

Revenant alors sur la période intermédiaire à Bischoff et à Salenka, nous pourrons, connaissant la solution, passer en revue les hésitations des auteurs et leurs tentatives infructueuses d'explications.

Nous terminerons enfin par l'étude des conditions mécaniques qui, dans l'évolution phylogénétique, ont pu être les causes de l'inversion.

A. — *Le problème de l'inversion posé par Bischoff et Reichert.*

Bischoff venait de publier ses admirables monographies sur l'embryologie du lapin (1842), sur celles du chien (1845), sur celle du chevreuil; il avait publié son *Traité d'embryologie* (1842), poursuivi ses recherches sur le développement des ruminants et du porc, et avait constaté la concordance générale des processus de formation chez les mammifères d'une part, d'autre part chez les oiseaux et les amphibiens, lorsque, à l'instigation de Leuckart, il entreprit de vérifier encore une fois ces faits généraux par l'étude du développement du cochon d'Inde. Leuckart lui avait signalé diverses particularités entrevues par lui chez cet animal : précoce fixation de l'œuf à la muqueuse utérine, avant même l'apparition de l'embryon; précoce apparition de l'allantoïde et, par contre, formation très tardive du corps de Wolff. D'autre part Franz Muller (1851), sur un animal très voisin du cochon d'Inde, le *Dasyprocta*, avait décrit, pour les annexes de l'embryon, des dispositions assez paradoxales. Bischoff pensait donc rencontrer chez le cochon d'Inde des faits nouveaux; or il se trouva en présence de faits si nouveaux et si inattendus, « qu'ils constituaient, dit-il [1], pour le cochon d'Inde, une embryologie absolument spéciale, quant aux premiers stades du développement; puis, par la suite de ce développement, le cochon d'Inde revient peu à peu aux dispositions connues pour les autres mammifères. »

Ce premier mémoire de Bischoff (nous verrons qu'il reprit plus tard la question pour répondre aux objections de Reichert) est un modèle de clarté dans les descriptions, de réserve dans les interprétations et les hypothèses. Toutes ses indications sont exactes; mais ses observations présentent des lacunes, qui ne lui permettent

1. L.-W. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, Giessen, 1852.

pas d'expliquer ce qu'il a vu. Il pose donc, pour la première fois, le problème de l'inversion des feuillets, mais il est impuissant à le résoudre.

Le premier chapitre de ce mémoire de 1852 est consacré à l'étude de l'*ovaire*, du *rut*, de l'*accouplement* chez le cochon d'Inde; il signale le fait singulier de la soudure des lèvres de la vulve dans les intervalles de deux parturitions, fait déjà connu de Legallois (1812) et de Schulz (1829); il nous apprend que la femelle se laisse saillir par le mâle aussitôt après la parturition; il décrit la formation singulière connue aujourd'hui sous le nom de bouchon vaginal (Lataste) et constituée par le produit des vésicules séminales. — Le second chapitre, traitant *de l'œuf dans l'oviducte*, fait connaître les globules polaires (p. 18) et la segmentation de l'œuf. A la fin du

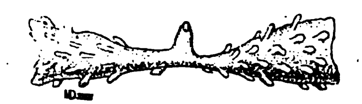


Fig. XXXIX. (Bischoff, 1852, fig. 19.) — Revêtement épithélial d'une portion de la cavité d'une corne utérine, au niveau d'un renflement; l'épithélium a été enlevé en une couche continue, qui donne le moule de la cavité utérine; on voit, au point le plus retréci de cette cavité, la dépression qui loge l'ovo-cylindre : sur les parties non rétrécies, sont les glandes représentées par leurs cylindres épithéliaux. — Septième jour de la gestation.

troisième jour l'ovule, divisé en huit segments, a parcouru l'oviducte et arrive à la corne utérine, sans que son volume, très petit, ait sensiblement augmenté, et sans être entouré, comme chez le lapin, d'une épaisse couche d'albumine.

Le troisième chapitre, le plus important à notre point de vue, traite *de l'œuf dans l'utérus et des premiers stades du développement*. Cet œuf, si petit, et dont les sphères de segmentation se fusionneraient en une masse homogène, Bischoff a été impuissant à le retrouver à coup sûr dans la large cavité utérine: il l'y suit au début, puis il le perd, vers les 5e et 6e jours (p. 25); il ne le retrouve (7e jour) que grâce à l'épaississement que présente bientôt la muqueuse utérine au niveau de chacun des points où s'est arrêté un ovule. La muqueuse épaissie forme, dans la lumière du canal utérin, un rétrécissement annulaire (figures XXXIX et XL); au niveau de ce rétrécissement elle présente un enfoncement en doigt de gant, et dans cet enfoncement on retrouve l'œuf (fig. XXXIX et XL), mais méconnaissable au premier abord, car il ne se présente plus sous la forme d'une petite vésicule claire et sphérique, mais sous celle d'un bouchon cylindrique; ce petit cylindre, que nous

nommerons désormais l'*ovo-cylindre*, est fixé, par l'une de ses extrémités, à l'épithélium qui borde l'entrée de la dépression de la muqueuse ; dans son autre extrémité, libre (VS, fig. XLI), il renferme un corps sphérique formé par une agglomération de cellules à noyaux bien distincts. D'abord Bischoff fut tenté de supposer que ce corps sphérique représenterait à lui seul l'œuf,

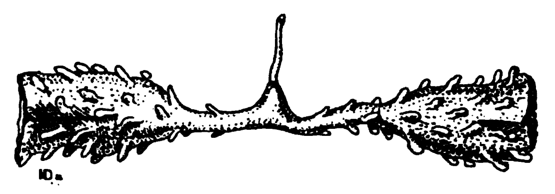


Fig. XL. (Bischoff, 1852, figure 23.) — Mêmes parties que pour la fig. XXXIX (ovo-cylindre très allongé) au 9e jour de la gestation.

et que le cylindre, dans l'extrémité libre duquel il est contenu, serait un produit de l'utérus, une gaine formée par l'épithélium d'un tube glandulaire dans lequel l'œuf se serait introduit. Mais l'étude des phénomènes ultérieurs du développement le force bientôt (p. 32) à reconnaître que l'œuf est réellement représenté

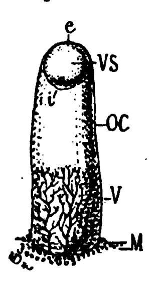


Fig. XLI. (Bischoff, 1852, fig. 32.) — Ovo-cylindre (OC) au 13e jour. Gross. de 8 fois. Il est soudé par l'une de ses extrémité avec la paroi utérine (M), de laquelle il reçoit un riche réseau sanguin (V); — VS, vésicule sphérique contenue dans son extrémité libre; — *e*, la moitié externe de cette vésicule; — *i*, la moitié interne.

par le cylindre tout entier (ovo-cylindre), et que le corps sphérique de son extrémité libre, se présentant bientôt sous la forme d'une vésicule creuse, est seulement l'aire embryonnaire (*Fruchthofe*) de cet œuf. Comment s'est formé cet ovo-cylindre? Bischoff n'a pu en surprendre le secret, et n'émet à ce sujet qu'une hypothèse, brièvement exprimée, inexacte, comme nous le verrons plus tard, et qui est la seule partie faible de son étude : « Le vitellus, après la disparition de la membrane vitelline, s'arrêtant en un point de la cavité utérine, peut-être dans une glande, commence à se

développer en vésicule blastodermique, et les cellules auxquelles il donne naissance se soudent avec l'épithélium utérin; la masse vitelline fécondée et apte à se développer semble communiquer à la partie de l'épithélium utérin à laquelle elle se soude, la propriété de devenir un œuf et ultérieurement un embryon. » (*Op. cit.*, p. 58.)

Mais Bischoff suit, sans lacunes, les transformations de l'ovo-cylindre. Il constate (p. 33) que le renflement sphérique du bout libre forme une vésicule dont la paroi est constituée par un double



Fig. XLII. (Bischoff, 1856, fig. 28.)— Ovo-cylindre au 10e jour. — Gross. 125 fois. Sa base est fusionnée avec une masse épithéliale de la muqueuse utérine.

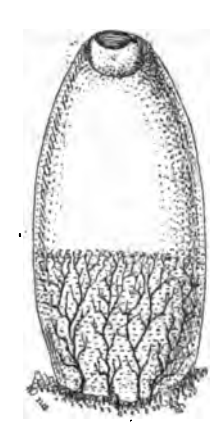


Fig. XLIII. (Bischoff, 1852, fig. 39.)— Ovo-cylindre de 13 jours. — Gross. de 9 fois. Sa base est fusionnée avec la muqueuse, et il est pourvu d'un réseau sanguin jusqu'au tiers de sa longueur.

feuillet dans toute sa moitié externe, c'est-à-dire dans l'étendue où elle fait partie de la surface de l'ovo-cylindre (*e*, fig. XLI), et par un seul feuillet dans sa partie interne, c'est-à-dire là où sa paroi s'étend comme un diaphragme à travers la cavité de l'ovo-cylindre (*i*, fig. XLI). Il y a donc un feuillet interne (intérieur) et un feuillet externe (extérieur) dans l'hémisphère externe (*e*) de la vésicule en question. Bientôt dans le feuillet interne se dessine un épaississement, qui est l'aire embryonnaire, et qui, dès sa première apparition, présente une forme légèrement allongée, se terminant à une de ses extrémités par un petit renflement (fig. XLIII et XLIV); presque aussitôt cette tache embryonnaire présente, selon son axe, une strie claire, dans laquelle il est facile de reconnaître une *ligne primitive*. Quant au petit renflement, on reconnaît bientôt qu'il ne saurait être pris pour

la tête de l'embryon, car il se trouve précisément à l'extrémité postérieure de la tache embryonnaire, et l'étude des stades ultérieurs montre qu'il représente le premier rudiment de l'allantoïde (p. 33). Très rapidement l'embryon se dessine avec la ligne primitive comme axe, à savoir le système nerveux, avec ses vésicules cérébrales d'une part, et le sinus rhomboïdal d'autre part ; les prévertèbres de chaque côté du système nerveux (fig. XLV); le cœur et la tête bientôt nettement saillante. C'est alors qu'on reconnaît l'allantoïde dans le petit renflement, de plus en plus saillant, de l'extrémité postérieure de l'embryon. L'auteur insiste (p. 34) sur ce fait singulier que cette allantoïde se forme ainsi indépendamment de l'embryon, comme un appendice de la tache embryonnaire, avant



Fig. XLIV. (Bischoff, 1852, fig. 40.) — La vésicule sphérique du bout libre de l'ovocylindre de 13 jours (figure précédente), ouverte et étalée, de manière à montrer, dans sa moitié externe, la tache embryonnaire, se prolongeant en arrière par le bourgeon allantoïdien. — Gross. de 9 fois.

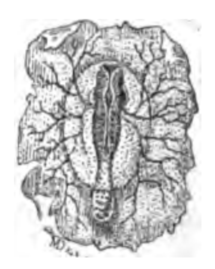


Fig. XLV. (Bischoff, 1852, fig. 48.) — Même préparation que pour la figure XLIV, mais à l'âge de 14 jours. Formation, dans la moitié externe de la vésicule sphérique, du système nerveux, des protovertèbres du cœur; — Bourgeon allantoïdien à l'extrémité postérieure du corps.

même l'apparition de la ligne primitive, et représente ainsi le premier rudiment reconnaissable de l'embryon.

Le point essentiel à ce moment, ce sont les rapports que présentent entre elles ces diverses parties, rapports tels que, dit Bischoff (p. 34), « quoique les rudiments du système nerveux et du cœur fussent parfaitement reconnaissables, je ne pouvais tout d'abord m'orienter dans ces formations, car je voyais le bourgeon allantoïdien faire saillie dans l'intérieur de l'œuf, et je voyais déjà l'embryon contenu dans son amnios, alors que cependant je n'avais rien entrevu des processus connus comme présidant à la formation de l'amnios.... Après bien des observations répétées et contrôlées en tous sens, je reconnus, à mon grand étonnement, que *l'embryon occupe dans l'œuf une position inverse de celle qui est connue pour*

tous les autres animaux : tandis que chez ceux-ci l'embryon tourne sa face ventrale vers l'intérieur et sa face dorsale vers l'extérieur de l'œuf, chez le cochon d'Inde il est disposé en sens inverse, avec le côté ventral regardant en dehors, le côté dorsal en dedans de l'œuf.... La gouttière intestinale se dessine à la surface de l'œuf, tandis que le dos, la tête, la queue sont tournés dans la cavité même de l'œuf. Dos, tête et queue sont couverts par un mince voile amniotique, et, à l'extrémité caudale, le petit bourgeon allantoïdien fait saillie dans l'interstice entre le feuillet externe et l'amnios... »

Ces dispositions paradoxales, et qui seraient inintelligibles sans le secours des figures (voy. fig. XLVI), tant elles s'éloignent de toutes les notions classiques d'embryologie, sont très heureusement inter-



Fig. XLVI. (Bischoff, 1852, fig. 47.) — Extrémité d'un ovo-cylindre au 14e jour, les parties observées latéralement dans leurs rapports naturels. L'embryon est déjà assez développé pour que son extrémité céphalique et son extrémité caudale se détachent des feuillets de l'aire formatrice. Sa face ventrale regarde en dehors, sa face dorsale en dedans de l'œuf. On aperçoit par transparence le voile amniotique, représenté par la partie interne de la vésicule sphérique primitive. Le bourgeon allantoïdien s'échappe de l'interstice entre l'amnios et le feuillet végétatif. — Gross. 4 fois.

prêtées par Bischoff : « Après m'être longtemps cassé la tête à ce problème (*sic*), dit-il (p 35), je suis arrivé à comprendre les choses de la manière suivante : L'amnios, chez le cochon d'Inde, n'est autre chose que la moitié interne de la vésicule sphérique observée dès le septième jour à l'extrémité libre de l'ovo-cylindre. Cette moitié interne ne subit pas de transformation et se contente de s'accroître en étendue, tandis que la moitié externe de la vésicule donne naissance à la tache embryonnaire, puis au corps de l'embryon; et quand l'embryon est apparu, la moitié interne de la vésicule forme un voile membraneux étendu sur sa région dorsale, en un mot forme l'amnios. Nous sommes ainsi en présence de ce fait surprenant et sans analogues, à savoir que l'amnios ne se forme pas selon le processus indiqué par de Baer et comme pour les autres mammifères, pour les oiseaux, pour les reptiles, mais se trouve être une partie primitive de l'œuf, préexistant à toute formation embryonnaire proprement dite. »

Rappelant alors la disposition des feuillets embryonnaires et les formations auxquelles ils donnent lieu chez les autres vertébrés, Bischoff conclut que : « Chez le cochon d'Inde les dispositions sont inverses. Le feuillet végétatif est le plus superficiel, et donne naissance comme d'ordinaire à l'intestin, par la production d'une gouttière intestinale ; il s'ensuit nécessairement que la face ventrale de l'embryon doit regarder en dehors, et en effet, à l'époque où l'intestin est à l'état de gouttière plus ou moins fermée, on peut, de la surface de l'œuf, pénétrer directement dans la cavité intestinale (fig. XLVI). Le feuillet vasculaire se développe à la face profonde de ce feuillet végétatif. Quant au feuillet animal, il présente, chez le cochon d'Inde, non seulement cette particularité exceptionnelle qu'il est en dedans de l'œuf, circonscrivant sa cavité, mais il est encore remarquable en ce que, dès son apparition, il est représenté par une vésicule placée dans l'extrémité libre de l'ovo-cylindre, et que cette vésicule se compose de deux parties, l'une centrale ou embryonnaire, l'autre périphérique : la partie centrale, ou moitié externe de la vésicule, reste unie au feuillet végétatif et en elle se développe le corps de l'embryon, avec son système nerveux central ; la partie périphérique, ou moitié interne de la vésicule, n'est autre chose que l'amnios, qui par suite se trouve préexister à l'embryon (p. 36). » — « ...Cette conception des rapports des parties m'a coûté de grands efforts, tant ces dispositions s'écartent de tout ce qui était connu jusqu'ici. Mais je crois que, seule, elle peut rendre compte des faits observés, et maintenant elle me paraît même fort simple et naturelle. Elle nous force à reconnaître que la nature, pour des processus aussi fondamentaux que ceux dont il s'agit à ces stades du développement, peut suivre, selon les cas, des voies bien différentes pour arriver en définitive aux mêmes résultats. Je sais bien que nombre de lecteurs secoueront la tête, et penseront que je suis dans l'erreur. Moi-même j'ai longtemps douté ; ce n'est que forcé par les faits que j'ai dû arriver à accepter cette interprétation ; et à ceux qui doutent, je ne puis que dire : « Venez et voyez » (p. 37).

Ce mémoire se termine par un quatrième chapitre consacré au développement des organe set des annexes de l'embryon : ces faits ne nous intéressent pas pour le moment, et nous n'aurons à y revenir que plus tard, lorsque nous ferons l'historique critique du placenta du cochon d'Inde.

Nous avons tenu à donner un résumé méthodique de ce travail, persuadé que le lecteur, mis, par les études qui vont suivre, au courant de la série complète des faits et de leur explication, partagera notre admiration pour la netteté avec laquelle Bischoff a exposé sa découverte, et la sûreté de jugement avec laquelle il a, sinon expliqué les faits, du moins tenté de les synthétiser et de les mettre en rapport les uns avec les autres.

Les faits singuliers révélés par Bischoff produisirent un profond étonnement parmi les embryologistes : « C'est, disait Campana [1], la négation d'une loi que de Baer croyait irréfragable, et qu'il s'enorgueillissait d'avoir mise en lumière par de nombreuses vérifications; c'était la négation de cette espèce d'axiome de l'embryologie, que le type organique suppose le type embryonnaire, ou, pour prendre un exemple, que tout vertébré se développe suivant un plan général commun à la série entière des vertébrés. » Cependant un seul observateur entreprit des recherches de contrôle; ce fut Reichert, qui s'était déjà fait connaître par des théories embryologiques contraires à la théorie des feuillets de de Baer; il saisit avec empressement l'occasion d'approfondir un sujet qui, établissant une exception éclatante aux lois de de Baer sur la signification et la destinée des feuillets, devait par cela même venir confirmer sa propre doctrine, négation de celle de de Baer. Du reste, il avait déjà, vingt ans auparavant, en 1842, annoncé des recherches sur certaines particularités du développement du cochon d'Inde, et notamment sur la caduque, sujet sur lequel il avait publié explicitement ses résultats en 1848 (*Archives de Muller*, 1848, p. 78).

Nous n'analyserons pas avec détail le mémoire de Reichert [2] parce qu'une analyse complète en a été donnée en 1865 par Campana, ici même, dans le *Journal de l'anatomie* (t. II, p. 196); nous en signalerons seulement les points essentiels.

Amené, par ses recherches antérieures, à fixer spécialement son attention sur l'hypertrophie de la muqueuse dans les points où se développe l'œuf, sur la formation de ce qu'il appelle la *caduque réfléchie*, Reichert étudie avec soin la capsule que forme cette

1. Campana, *Analyses et extraits de travaux français et étrangers* (*Journ. de l'anat.*, 2e année, 1865, p. 196).

2. C.-B. Reichert, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens*, erste Abtheilung, Berlin, 1862. (Extrait des *Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Berlin*, janvier-octobre 1860.)

caduque et la cavité qui se trouve ainsi isolée du reste du canal utérin, cavité dans laquelle est contenu l'œuf. Mais pour lui, l'œuf est représenté uniquement par le corps sphérique de l'extrémité libre de l'ovo-cylindre de Bischoff; quant à cet ovo-cylindre, il représente simplement l'épithélium de la cavité de la caduque; c'est une formation utérine, et Reichert la désigne par suite sous le nom de *capsule épithéliale*. Ses observations et interprétations se concentrent alors sur les deux extrémités de cette capsule épithéliale, savoir l'extrémité qui adhère à l'utérus et où se formera le placenta, et l'extrémité libre qui renferme la vésicule sphérique de Bischoff, laquelle est l'œuf tout entier pour Reichert.

Sur le premier point, extrémité adhérente de l'ovo-cylindre ou capsule épithéliale, les observations de Bischoff avaient été peu explicites : il n'avait donné aucun détail descriptif, aucune figure détaillée sur ces parties. Reichert y découvre des formations spéciales et complexes, dont il donne des figures excellentes, qui pourraient aujourd'hui encore servir pour la démonstration, mais qu'il interprète d'une manière erronée, voyant partout et toujours des dérivés utérins. Toujours est-il qu'il révèle des faits nouveaux, complétant, sans les résoudre, la série des problèmes posés par Bischoff, et la complétant ici par des détails qui sont pour nous de première importance, puisqu'ils sont précisément relatifs à la première apparition de la formation placentaire. Nous n'analyserons pas ces détails en reproduisant la nomenclature de l'auteur, les dénominations qu'il emploie étant condamnées d'avance par le fait même de l'interprétation qu'il adopte et d'après laquelle ces parties proviendraient de la muqueuse utérine; nous nous contenterons de reproduire et d'expliquer deux de ses figures.

La figure XLVII (Reichert, pl. VI, fig. 29) représente avec une parfaite exactitude l'ovo-cylindre ou capsule épithéliale entre le 10e et 11e jour. On voit que, du côté de sa partie adhérente, elle présente, environ sur le tiers de sa longueur, c'est-à-dire dans la région que Reichert nomme *zone placentaire*, une formation singulière figurant une sorte de bonnet creux à double paroi (ZM), dont l'interne est invaginée dans l'externe. Nous verrons ultérieurement que ce bonnet creux représente l'ectoplacenta du cochon d'Inde, nous en ferons l'étude dans tous ses détails, et nous constaterons, on le prévoit d'avance, que cette formation est entièrement d'origine ovulaire, embryonnaire, et non utérine.

La figure XLVIII (Reichert, 1862, pl. VIII, fig. 46) nous montre comment Reichert explique la production de ces parties en leur attribuant une origine utérine : la base du cylindre ou capsule épithéliale serait refoulée sur sa périphérie dans l'intérieur du cylindre par une végétation (ZM', fig. XLVIII) en bourrelet circulaire de la muqueuse (ou caduque réfléchie de Reichert). Nous nous contenterons ici de ces rapides indications, car une critique sérieuse n'en pourra être faite qu'après l'étude complète de la formation du placenta. Notre but, pour le moment, était

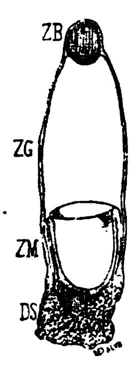


Fig. XLVII. (Reichert, 1862, pl. VI, fig. 29 et 30.) — Capsule épithéliale de Reichert à 10 jours et demi : — DS, muqueuse utérine ; — ZM, zone placentaire ; — ZG, zone vasculaire de l'aire germinative, de la capsule épithéliale. — On voit, dans la zone placentaire, les parois de la capsule formées par plusieurs feuillets, dont la signification, d'après les vues de Reichert, est donnée par la figure suivante.

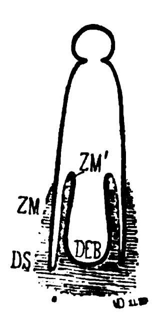


Fig. XLVIII. (Reichert, 1862, pl. VIII, fig. 41-46.) — Schéma montrant comment Reichert considérait les feuillets multiples de la zone placentaire du cylindre épithélial, comme provenant de replis de la muqueuse ou de l'épithélium utérin : — DS, muqueuse de la caduque réfléchie ; — ZM, zone placentaire de cylindre épithélial ; — ZM', prolongement de la muqueuse dans le cylindre épithélial, refoulant circulairement le pourtour de la base de ce cylindre ; le centre de cette base (en DEB) n'est pas refoulé et fait suite à la cavité générale du cylindre épithélial.

seulement de montrer comment Reichert avait découvert, à la base ou partie adhérente de l'ovo-cylindre, une formation problématique dont l'étude sera précisément l'objet principal de nos recherches sur l'origine du placenta du cochon d'Inde.

Sur le second point, extrémité libre de l'ovo-cylindre et vésicule hémisphérique qu'elle contient, les études de Bischoff avaient été très complètes et très explicites ; celles de Reichert n'y ajoutent rien comme faits d'observation, mais elles y introduisent des erreurs

d'interprétation. Bischoff avait suivi le développement de cette région de manière à y voir apparaître successivement les diverses parties du corps de l'embryon et de ses annexes, amnios et allantoïde, et les conclusions auxquelles il arrivait, sur la signification de chaque feuillet, étaient rigoureusement la conséquence des faits observés. Reichert au contraire, dans ce mémoire (il est vrai que celui-ci, intitulé *première partie*, devait être suivi d'un second qui n'a jamais vu le jour), ne va pas au delà du 13ᵉ jour, ne décrit rien de la formation de l'embryon, par suite ne contrôle pas les faits observés par Bischoff, et, s'il propose des interprétations différentes, ce sont uniquement des vues théoriques et *a priori* qu'il met en avant. Cette partie de son travail est réellement déplorable, comme nous pouvons en juger aujourd'hui que nous tenons le fil directeur pour l'explication de ces problèmes. Ce ne sont qu'hypothèses laborieuses, dont, nous l'avouons franchement, après lecture consciencieuse du mémoire original, après lecture de l'analyse qu'en a donnée Campana, nous ne comprenons pas toujours tous les détails. Nous renverrons donc le lecteur, pour plus ample informé, au mémoire analytique publié par Campana dans le *Journal de l'anatomie* (1865, p. 196). Et du reste Campana, qui à cette époque ne disposait pas des éléments de critique que nous avons aujourd'hui, n'hésite pas à refuser son adhésion aux interprétations de Reichert. « Les faits exceptionnels, dit-il (*op. cit.*, p. 211), relatifs au développement du cochon d'Inde, étant ainsi établis par deux autorités au lieu d'une, il faut se demander s'il y a profit pour la science à les interpréter suivant la doctrine de Reichert. Suivant cet auteur, le développement, pour ainsi dire énigmatique, du cochon d'Inde, quand on le considère au point de vue de la doctrine des feuillets, ébranle les généralités de l'embryologie; envisagé suivant la doctrine qu'il tient pour vraie, il cesse d'être exceptionnel et de troubler l'harmonie qui existe entre tous les autres vertébrés. Il devient donc une pierre de touche pour reconnaître, entre les systèmes embryologiques, celui qui mérite la confiance. Nous avons le regret de ne pouvoir partager cette manière de voir. Les analogies et les dissemblances que nous signalions tout à l'heure restent les mêmes, quelle que soit la doctrine qu'on leur applique, dans l'état actuel de la science. En vain Reichert allègue-t-il que la membrane enveloppante, qui n'a aucune importance dans son système, joue un rôle capital dans celui de Remak, et que, dès

lors, l'exception relative à sa situation singulière [1] dans l'œuf du cochon d'Inde, considérable pour Remak, devient futile pour lui.... Pour ne pas nous appesantir inutilement sur ce sujet, nous nous bornons à dire que l'argumentation de Reichert suppose résolu ce qui est précisément en question, à savoir : que le feuillet séreux est une simple membrane d'enveloppe, d'une existence passagère, ne prenant jamais part à aucune formation organique importante de l'embryon. On sait d'ailleurs que cette proposition est repoussée par la grande majorité des embryologistes. » La suite de ces études montrera combien Campana avait sainement jugé la question.

Le mémoire de Reichert demandait une réponse; Bischoff ne la fit que quatre ans plus tard, en 1866, ayant voulu prendre le temps de revoir à nouveau tous les faits qu'il avait précédemment avancés. Ce nouveau mémoire [2] ne se prête pas à une analyse suivie, car il consiste en une réfutation, page par page, du travail de Reichert. Nous dirons seulement que Bischoff y vérifie et confirme tous les faits qu'il avait antérieurement publiés. Il vérifie également les dispositions nouvelles que Reichert avait découvertes pour la partie basale ou adhérente de l'ovo-cylindre (ci-dessus, fig. XLVII et XLVIII); mais ici il établit une distinction légitime, montrant qu'il faut reconnaître dans ces formations une partie réellement d'origine utérine, et une partie qui appartient en propre à l'ovo-cylindre (page 31). Nous reviendrons plus tard sur ces particularités. Il montre que l'ovo-cylindre ne saurait, de par la nature de ses éléments, être une capsule épithéliale, car les caractères de ses cellules sont absolument différents de ceux de l'épithélium utérin (p. 34 et fig. 2, pl. I). Mais en somme il n'ajoute rien à son premier travail, car on peut dire que, dès son premier mémoire, il avait obtenu tout ce qu'il était possible d'obtenir avec les moyens d'études de cette époque, c'est-à-dire par la simple dissection, sans coupes sériées, et, comme conclusions, il était arrivé à tout ce qu'il était possible de donner en se bornant à l'embryologie du cochon d'Inde, sans l'éclairer par des observations d'embryologie comparée sur les autres rongeurs.

Il convient cependant d'ajouter qu'il a cherché à combler la

1. Voir ces détails dans le mémoire de Campana, où des figures schématiques ont été ajoutées par cet auteur pour tâcher de donner un peu de clarté à celles de Reichert, lesquelles y sont reproduites en une planche.

2. L.-W. Bischoff, *Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, München, 1866 (avec 4 planches).

lacune de ses premières observations, pour l'œuf après le 6e jour de la gestation, et qu'il donne en effet, de l'ovo-cylindre au 7e jour, une figure que nous nous plaisons à reproduire ci-contre (fig. XLIX), parce que, en la comparant avec celles publiées plus tard par Selenka (ci-après, fig. LXV), nous verrons combien toutes les

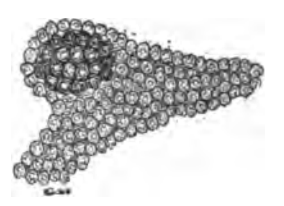


Fig. XLIX. (Bischoff, 1866, pl. VII, fig. 1, B.) — Ovo-cylindre à l'âge de 7 jours.

observations de Bischoff sont marquées au coin de la plus scrupuleuse exactitude, et que, si insuffisant qu'il ait pu être quant à l'interprétation, il ne s'est jamais écarté de la vérité quant au fait lui-même.

C'est donc avec raison que Bischoff termine son nouveau travail par les conclusions générales suivantes (p. 35) : « Après avoir vérifié avec le plus grand soin mes résultats antérieurs et ceux plus récemment publiés par Reichert, je ne puis que confirmer mes conclusions premières, à savoir que le cylindre en question représente réellement l'œuf dans sa totalité, et qu'il est ainsi l'homologue de la vésicule blastodermique des autres mammifères. Tandis que chez ces derniers l'œuf arrive à se présenter, à ce stade, comme une vésicule ronde, libre dans la lumière du canal utérin, chez le cochon d'Inde il devient cylindrique, et ce cylindre se fusionne par l'une de ses extrémités avec les éléments de la caduque, c'est-à-dire avec une région de la muqueuse utérine hypertrophiée. »

B. — *Étude comparée de l'inversion chez les divers rongeurs.*

Si les recherches se fussent bornées à l'examen du développement du cochon d'Inde, le problème de l'inversion serait probablement resté insoluble longtemps encore, parce que cet animal présente, dans les premières phases, des abréviations si prononcées qu'on ne peut combler ces lacunes apparentes que par les faits correspondants plus accessibles chez les autres rongeurs. A ce point de vue ceux-ci peuvent être rangés en une série graduée, allant de

ceux où le processus d'inversion est le plus simple, à ceux où il est le plus compliqué : c'est d'abord l'*arvicola arvalis* (campagnol des champs; en allemand : *Feldmaus*) ; puis le rat (*mus decumanus*, *mus sylvaticus*) et la souris (*mus musculus*); enfin le cochon d'Inde (*cavia cobaya*). C'est dans cet ordre que nous en ferons l'étude.

Cette étude sera faite à l'aide de figures schématiques; mais celles-ci ne seront pas théoriques, comme les schémas des figures XXXIV à XXXVIII ci-dessus employées pour donner une idée générale de la question; elles reproduiront les dispositions réelles des parties; seulement les feuillets seront représentés par des lignes de convention, et non par le détail de leurs cellules constituantes (ligne noire pleine pour l'ectoderme; ligne d'épithélium cylindrique pour l'entoderme; couches de cellules rondes ou aplaties pour le mésoderme). Ce mode de représentation est d'autant plus légitime, que, par la suite, en étudiant le placenta du rat, de la souris, du cochon d'Inde, nous donnerons, avec leurs détails cellulaires réels, les figures des principales phases du développement de l'œuf de ces animaux, pour lesquels nous avons des séries complètes de préparations. Il n'en est malheureusement pas de même de l'*arvicola arvalis*, qu'il ne nous a pas été donné de pouvoir étudier : pour les figures réelles nous renverrons aux mémoires de Kupffer et de Selenka, que nous résumons.

a. *Arvicola arvalis*.

Après l'achèvement de la segmentation, arrivé à l'état de vésicule blastodermique, l'œuf du campagnol est constitué selon le type connu (voy. fig. XV, le schéma de l'œuf de la lapine à la fin du 4e jour), c'est-à-dire se compose d'une paroi ectodermique complète (EX), doublée, seulement sur une faible étendue de sa surface intérieure, par un amas ou une simple couche de cellules entodermiques (IN, fig. L, schéma A). Bientôt l'ectoderme s'épaissit dans la partie qui correspond à cette couche entodermique; cet épaississement est l'homologue, en partie, des lames ectoplacentaires du lapin, à leur début (comparer avec les fig. XVI, XVII et XVIII); nous l'appellerons donc *épaississement ectoplacentaire*, et le désignerons par les lettres EP sur le schéma B de la figure L. Quand elle a acquis une certaine puissance, la masse de cet épaississement se divise en deux lames, entre lesquelles est délimitée une cavité horizontale, qui, étant creusée en plein ectoderme,

doit recevoir, pour ne rien préjuger, le simple nom de *cavité ectodermique* (CE, schéma C de la fig. L); les deux lames qui la limitent, et qui proviennent du clivage de l'épaississement ectoplacentaire, pourront être dites, l'inférieure *plancher*, et la supérieure *toit* de la cavité ectodermique (T et P, schéma D, fig. L). Le toit de cette cavité ne subira ultérieurement que des modifica-

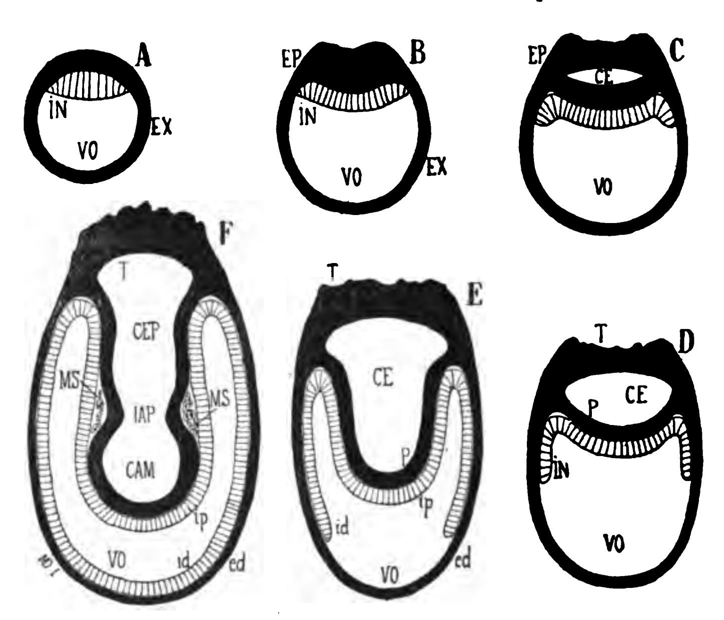


Fig. L. — Les six premiers stades de l'inversion chez le campagnol.
EX, ectoderme; IN, entoderme; — *id*, entoderme distal; *ip*, entoderme proximal; — *ed*, ectoderme distal; — EP, épaississement ectoplacentaire; — VO, vésicule ombilicale (blastodermique); — CE, cavité ectodermique; T, son toit; P, son plancher; — IAP première indication de l'étranglement qui deviendra l'ombilic inter-amnio placentaire; — MS, premiers rudiments du mésoderme.

tions peu importantes, jusqu'à un moment où, par suite de nouveaux rapports, il deviendra la lame *ectoplacentaire externe* (ci-après); le plancher au contraire présente aussitôt un accroissement par le fait duquel il s'incurve vers le bas, c'est-à-dire vers le centre de l'œuf, et, refoulant devant lui l'entoderme qui double sa face inférieure profonde, fait saillie dans la cavité primitive, ou cavité blastodermique de l'œuf (VO, fig. L, schéma ou stade D). La cavité ectodermique se trouve ainsi très agrandie, et, en même temps que l'œuf s'allonge dans son ensemble, elle s'allonge elle-même et descend (stade E de la fig. L), refoulant de plus en plus l'entoderme qui revêt son plancher. A ce stade, l'entoderme s'est étendu à la sur-

face interne de la vésicule blastodermique de façon à la tapisser presque en entier, de sorte que maintenant, d'après la nomenclature précédemment adoptée, nous pouvons distinguer un *entoderme proximal*(*ip*, stades E et F de la fig. L), celui qui double l'ectoderme du plancher de la cavité ectodermique, et un *entoderme distal* (*id*, *ibid.*), celui qui tapisse le reste de la cavité blastodermique. On voit, sur les stades D, E, F, de la figure L, que, par suite des transformations que nous venons de décrire, l'entoderme proximal (*ip*) est invaginé dans la cavité blastodermique, et que celle-ci (VO), précédemment circulaire sur la coupe, affecte maintenant la forme d'un croissant à concavité tournée vers le haut. Il n'est pas nécessaire de faire ressortir combien ces dispositions rappellent celles de la vésicule ombilicale du lapin, lorsque son hémisphère supérieur s'est invaginé dans son hémisphère inférieur (voir les fig. XX, XXI et XXXVII). Il n'est pas non plus nécessaire d'insister pour faire comprendre que l'ensemble de l'ectoderme doit aussi dès ce moment, et d'après la même nomenclature, être distingué en une *partie proximale*, celle qui forme le plancher de la cavité blastodermique (P, dans les stades D et E de la figure L), et une *partie distale* (*ed*, *ibid.*), qui forme la couche la plus superficielle de l'ensemble de l'œuf : l'expression d'*ectoderme proximal* est de peu d'importance, parce que cet ectoderme va bientôt se diviser en deux régions qui mériteront aussitôt des noms spéciaux; mais celle d'*ectoderme distal* est très importante, parce que cet ectoderme restera dans les rapports qu'il affecte dès ce moment, et ne subira d'autre modification qu'une atrophie graduelle.

Quand la cavité ectodermique a acquis la forme d'un cylindre allongé (F, fig. L), elle présente, vers la jonction de son tiers inférieur avec ses deux tiers supérieurs, un étranglement circulaire (en IAP, stade F, fig. L), qui, s'accentuant de plus en plus, finira par diviser cette cavité en deux parties, l'une supérieure, l'autre inférieure. Mais avant d'examiner les résultats de cette division, il nous faut préciser la manière dont s'effectue cet étranglement, c'est-à-dire les rapports des feuillets à son niveau. Or à ce niveau, entre l'ectoderme de la cavité ectodermique, et l'entoderme proximal, de nouveaux éléments viennent d'apparaître; c'est le premier rudiment du mésoderme (MS, schéma F). On serait même tenté, au premier abord, d'après les rapports des parties, de dire que c'est ce rudiment mésodermique qui, par sa présence et son accroissement,

produit l'étranglement en question de la cavité ectodermique; mais nous nous garderons bien d'exprimer un tel rapport de cause à effet, parce que nous verrons que, chez les autres rongeurs, l'apparition du mésoderme est plus tardive, et n'arrive qu'après que la cavité ectodermique s'est étranglée, par un processus dont son ectoderme (ectoderme proximal) est seul le siège actif. Quoi qu'il en soit, en nous bornant à interpréter ce que représente le stade F

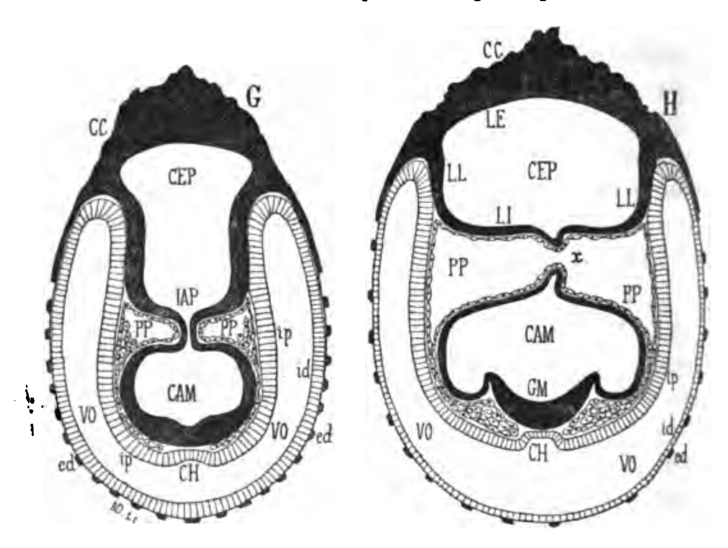


Fig. LI. — Suite des stades successifs de l'inversion chez le campagnol.
CC, cône ectoplacentaire; CEP, cavité ectoplacentaire, avec sa lame supérieure ou externe (LE), sa lame inférieure ou interne (LI), ses lames latérales (LL); — IAP, ombilic inter-amnio-placentaire (rompu, en x, au stade H); — PP, cavité pleuro-péritonéale (cœlome externe); CAM, cavité de l'amnios; — GM, gouttière médullaire; — CH, corde dorsale. — Les autres lettres comme pour la figure précédente.

de la figure L, nous voyons que l'étranglement en question ne porte que sur la paroi ectodermique de la cavité ectodermique: l'entoderme proximal, qui la double, ne prend pas part à ce mouvement de dehors en dedans, de sorte que, lorsque l'étranglement aura subdivisé la cavité ectodermique en deux parties, l'une supérieure , l'autre inférieure (fig. LI) , l'ensemble de l'entoderme proximal continuera à dessiner, comme auparavant, un cylindre. rattachant l'une à l'autre les deux cavités secondaires provenant de la subdivision en question (stade H, fig. LI).

Les schémas C et H de la figure LI nous montrent les conséquences définitives de l'étranglement dont nous venons de voir l'apparition. Au stade G l'étranglement a réduit, à son niveau, la

cavité ectodermique à l'état de canal étroit (IAP), que nous nommerons *canal inter-amnio-placentaire*, ou ombilic amniotique, pour des raisons qu'on comprendra bientôt. En même temps le mésoderme s'est étendu, vers le bas, où il s'insinue entre l'entoderme proximal (*ip*) et l'ectoderme correspondant, tandis qu'au niveau même de l'étranglement, il s'est déjà creusé en une cavité pleuro-péritonéale (futur cœlome externe, PP), de sorte qu'en cette région il présente déjà deux feuillets distincts, l'un doublant l'entoderme proximal, l'autre l'ectoderme de la région de l'ombilic amniotique.

Au stade H (fig. LI), l'étranglement a fait disparaître le canal inter-amnio-placentaire lui-même, dont il reste quelques rudiments (en *x*), et la précédente cavité ectodermique est décomposée en deux nouvelles cavités, l'une supérieure, l'autre inférieure.

La cavité supérieure doit être appelée *cavité ectoplacentaire*, ou sac ectoplacentaire, car tout l'ectoderme qui la circonscrit prendra part à la formation du placenta, et il est facile de voir que, de cet ectoderme, une partie doit être dite *lame ectoplacentaire inférieure*, d'après sa situation actuelle, ou mieux lame *ectoplacentaire interne*, d'après ses dispositions ultérieures (LI, fig. LI, stade H), l'autre lame *ectoplacentaire supérieure* ou *externe* (LE); une dernière enfin (LL), *lame ectoplacentaire latérale*. Ces distinctions nous seront très utiles pour l'étude de l'évolution de l'ectoplacenta. Pour le moment, un mot seulement sur les particularités de chacune de ces lames : la lame inférieure ou interne est tapissée par un feuillet mésodermique (ci-après); la lame latérale est doublée en dehors par la partie correspondante de l'entoderme proximal; enfin, quant à la lame supérieure ou externe, elle n'est autre chose que l'ancien toit (T, fig. L, stades D à F) de la cavité ectodermique, et nous noterons, en passant, que ces parties ont subi, pendant les phases que nous venons de parcourir, une hypertrophie considérable, de sorte qu'actuellement la lame ectoplacentaire externe s'élève en une saillie conique (CC), à surface irrégulière, que nous nommerons *cône ectoplacentaire* (son importance sera très grande chez le rat et la souris).

La cavité inférieure doit être appelée *cavité amniotique* ou *sac amniotique*; on voit en effet, déjà au stade H, que le plancher de cette cavité s'organise en gouttière médullaire (GM), et que par suite son toit forme un mince voile, l'amnios, étendu sur la région dorsale de l'embryon.

Entre la cavité amniotique et la cavité ectoplacentaire, le cœlome externe (PP) a pu s'étendre largement, de sorte que le mésoderme, sous forme d'une lame à un seul rang de cellules, tapisse en haut la lame ectoplacentaire inférieure, en bas la couche ectodermique du voile amniotique, sur les côtés la partie d'entoderme proximal qui relie la région du sac ectoplacentaire à celle du sac amniotique. Cette lame mésodermique ne s'insinue pas en haut entre l'ectoderme et l'entoderme du sac placentaire ; elle ne va pas doubler la lame ectoplacentaire latérale, et elle n'y pénétrera jamais ; c'est-à-

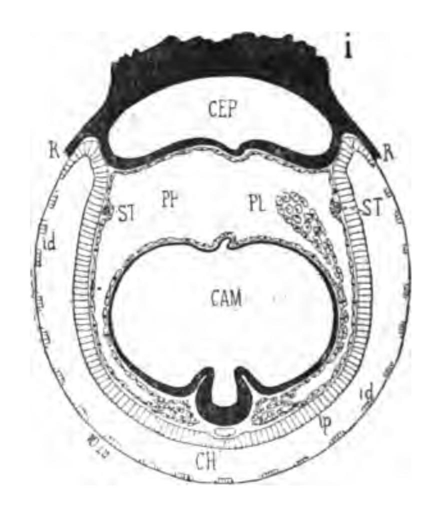


Fig. LII. — Stade plus avancé de l'inversion chez le campagnol.
R, R, zone résiduelle, c'est-à-dire restes des feuillets ectodermique et entodermique distaux. — ST, place du sinus terminal. — PL, bourgeon mésodermique plein, première ébauche de l'allantoïde. — Les autres lettres comme pour la figure précédente.

dire qu'à aucun stade de développement l'ectoplacenta ne recevra d'éléments mésodermiques par une autre face que celle de sa lame inférieure ou interne. Au contraire le mésoderme descend entre l'entoderme proximal et l'ectoderme du sac amniotique; il constitue là en effet la lame mésodermique propre au corps de l'embryon, et qui se clivera plus tard (stade I, fig. LII) pour former la fente pleuro-péritonéale proprement dite. Pour en finir avec cette région, notons encore que l'entoderme proximal forme, au-dessous de la gouttière médullaire (en CH, fig. LI, schéma G), une dépression qu'on pourrait prendre au premier abord pour une gouttière intestinale, et qui est en réalité le premier rudiment de la corde dorsale (CH, fig. LII); l'intestin n'apparaît que plus tard (fig. LIII).

Dans tout ce qui précède, à propos des stades G et H de la figure LI, nous ne nous sommes occupés que des évolutions de l'entoderme proximal et de l'ectoderme proximal. Que sont devenues pendant ce temps les lames distales de ces feuillets, celles qui circonscrivent la convexité de la vésicule blastodermique en forme de croissant. Ces lames n'ont donné lieu à aucune formation nouvelle; elles ont au contraire marché vers une atrophie graduelle. Cette atrophie a commmencé par l'ectoderme, par l'ectoderme distal, qui, au stade G, est représenté par un trait noir interrompu (*ed*) parce

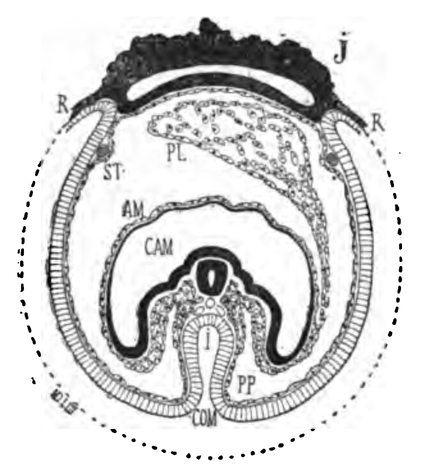


Fig. LIII. — Achèvement de l'inversion chez le campagnol.
I, tube digestif; — COM, canal omphalo-mésentérique; — PP, cavité pleuro-péritonéale. La ligne ponctuée extérieure indique la place précédemment occupée par les feuillets distaux ectodermique et entodermique, lesquels ont disparu, laissant l'entoderme proximal former le revêtement extérieur de l'œuf, sauf dans la région ectoplacentaire; — R, R, zone résiduelle de ces feuillets distaux.

que ses éléments ont en partie disparu, ou sont devenus méconnaissables, mêlés aux cellules de la caduque et dissociés au milieu d'elles; puis l'atrophie a envahi à son tour l'entoderme distal (*id*, stade H).

Si nous passons à un stade plus avancé (stade I, fig. LII), l'atrophie de ces feuillets distaux devient plus accentuée, et finalement ils disparaissent complètement; sur la figure LIII, la ligne ponctuée indique non pas leur présence, mais la place qu'ils occupaient antérieurement. Il ne reste d'eux qu'un court débri, appendu aux extrémités latérales de la formation ectoplacentaire (en R, R, fig. LII et LIII) et homologue de la *zone résiduelle* décrite par nous sur l'œuf du lapin (voy. les fig. XXIII et XXIV).

A ce dernier stade (fig. LIII) l'inversion est complètement achevée, car la surface de l'œuf est, sauf la région ectoplacentaire, formée par un feuillet entodermique. Or à ce moment l'embryon a acquis une gouttière intestinale (I, fig. LIII) qui s'ouvre à la surface de l'œuf, c'est-à-dire que son canal omphalo-mésenterique vient s'ouvrir à l'extérieur; l'allantoïde est apparue (PL, fig. LII) et, traversant le cœlome externe, se dirige vers l'ectoplacenta pour y porter les vaisseaux (fig. LIII).

Or à ce stade (fig. LIII) l'œuf du campagnol est identique à celui du lapin à l'âge de quinze jours (fig. XXII et XXIII), sauf que l'embryon du campagnol est moins avancé dans son développement, tandis que ses annexes, c'est-à-dire les feuillets distaux ectodermique et entodermique, sont plus avancés dans leur atrophie et ont disparu.

Pour le campagnol, l'inversion des feuillets se réduit donc bien essentiellement à ce que nous avons indiqué dans nos premières représentations schématiques simplifiées (fig. XXXVI à XXXVIII), c'est-à-dire à un développement des annexes semblable à ce qui se produit chez le lapin, mais avec retard du développement de l'embryon sur les transformations des annexes. Le lapin lui-même est bien réellement un rongeur à feuillets inversés, mais chez lequel l'inversion ne s'achève que très tardivement et a, par cela même, échappé aux observateurs.

Nous n'insisterons pas ici sur ce que devient la cavité ectoplacentaire; les figures suffisent pour en donner une idée; si nous avons, au début, établi les nomenclatures de *lames ectoplacentaires latérales*, *supérieure* et *inférieure*, c'est que ces parties prendront une importance particulière chez le cochon d'Inde; elles sont de peu de signification chez le campagnol.

b. *Le rat et la souris.*

D'après nos propres recherches, il n'y aurait pas de différence sensible entre le développement de l'œuf du rat et celui de la souris ; nous les décrirons tous deux comme un type commun, quoique Selenka indique certaines particularités peu importantes, auxquelles nous ferons allusion plus tard, comme caractères de transition entre le rat et le cochon d'Inde.

Si le lapin nous a servi à comprendre le campagnol, c'est à son tour le campagnol qui va nous être utile pour comprendre le rat. L'étude de ce dernier n'exigera que peu d'explications, car la diffé-

rence entre lui et le campagnol consiste simplement en ce que la cavité ectodermique se produit plus tardivement; l'épaississement ectoplacentaire acquiert ici une puissance beaucoup plus considérable; et ce n'est qu'après que cette formation massive a fait fortement saillie dans la cavité blastodermique, qu'elle se clive et se creuse d'une cavité ectodermique.

C'est ce que montre la figure LIV, dans laquelle sont représentés

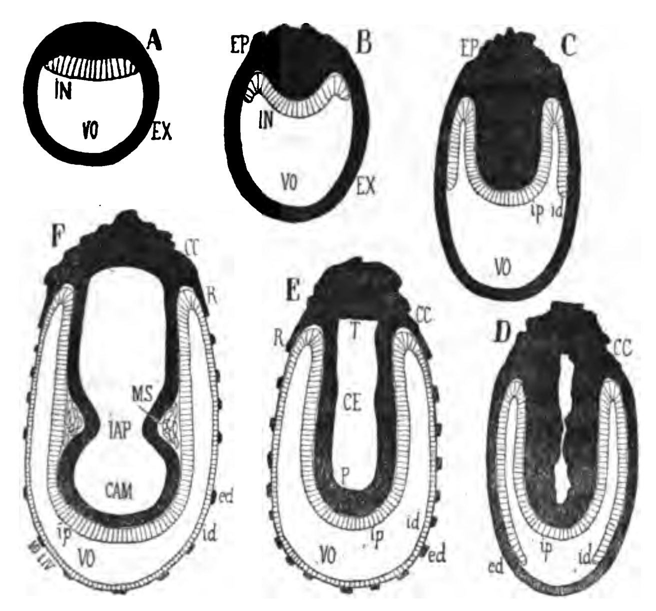


Fig. LIV. — Les six premiers stades de l'inversion chez le type rat-souris, comparables aux six premiers stades du campagnol (fig. L).
EX, ectoderme; IN, entoderme; — *id*, entoderme distal; *ip*, entoderme proximal; — *ed*, ectoderme distal; — EP, épaississement ectoplacentaire; — VO, vésicule ombilicale (vésicule blastodermique); — CE, cavité ectodermique, qui apparaît seulement au stade D, et dont le toit (T) et le plancher (P) ne sont distincts qu'au stade E; — IAP, étranglement inter-amnio-placentaire; — MS, mésoderme.

six stades du développement, comparables aux six stades précédemment étudiés chez le campagnol (fig. L), et désignés, pour faciliter la comparaison, par les mêmes lettres (A, B, C, D, E, F).

Inutile de décrire les stades A et B, intelligibles par eux-mêmes; au stade C, notons le volume énorme de l'épaississement ectoplacentaire (EP), formant un véritable bouchon plein, qui descend dans la cavité blastodermique (VO), en refoulant l'entoderme et s'en revêtant, de sorte qu'ici on peut déjà distinguer un entoderme proximal (*ip*) et un entoderme distal (*id*). Ainsi, comparativement

au stade correspondant du campagnol, il y a chez le type rat-souris, retard d'une part, et anticipation de l'autre : retard pour l'apparition de la cavité ectodermique; anticipation pour la descente de l'ectoderme dans la cavité blastodermique, pour la forme générale de l'œuf, déjà allongé en cylindre, avec cavité blastodermique en forme de croissant à concavité supérieure, pour l'extension de l'entoderme et sa distinction en feuillets distal et proximal; à tous ces derniers égards, le stade C du type rat-souris réalise le stade E du campagnol. Si nous insistons avec minutie sur les processus inverses de retard et d'anticipation, c'est qu'ils sont, en définitive, toute la clef de l'inversion, et que nous allons les voir s'accentuer avec des différences de plus en plus grandes, surtout chez le cochon d'Inde.

C'est seulement au stade D qu'apparait le clivage de l'épaississement ou, pour mieux dire, du cylindre ectodermique : ce clivage se fait non plus selon un plan horizontal (voir le stade C de la fig. L), mais selon un plan vertical, de sorte que, la fente de clivage s'élargissant, elle donne aussitôt lieu à la cavité ectodermique en forme de cylindre allongé (stade E, fig. LIV).

Presque aussitôt (stade F, fig. LIV) cette cavité présente l'étranglement (IAP) qui doit la diviser en une cavité supérieure ou ectoplacentaire et une cavité inférieure ou amniotique. Les particularités de cet étranglement (apparition du mésoderme, MS) sont absolument les mêmes que celles décrites pour le campagnol, et le schéma F de la figure LIV semble au premier abord une simple reproduction du schéma F de la figure L. Il en diffère cependant par un détail qui est la suite et la conséquence d'une particularité déjà signalée dans les stades précédents, à savoir l'anticipation des feuillets distaux dans leur évolution, c'est-à-dire dans leur processus d'atrophie. Cette atrophie a déjà commencé au stade E pour l'ectoderme distal, dont les cellules sont devenues méconnaissables (nous étudierons plus tard avec soin les transformations qui les rendent rares ou méconnaissables); aussi cet ectoderme distal est-il représenté par un trait noir interrompu, dans le schéma F de la figure LIV. Cette atrophie atteint à son tour l'entoderme distal au stade F, de sorte que bientôt les deux feuillets distaux disparaitront, d'abord l'ectoderme (schéma GH, fig. LV), et finalement l'entoderme, la ligne ponctuée du stade (IJ fig. LV) représentant seulement la place occupée précédemment par ces feuillets.

L'achèvement de l'inversion, la séparation de la cavité ectopla-

centaire d'avec la cavité amniotique, l'apparition de l'embryon (GM, gouttière médullaire, GI, gouttière intestinale), la formation de l'allantoïde, tout cela s'accomplit d'une manière si conforme à ce que nous avons vu pour le campagnol qu'il nous suffit de renvoyer de lecteur à la figure LV. Nous ferons seulement remarquer que ces divers processus sont plus rapides, plus précoces, plus condensés chez le type rat-souris, de sorte que le stade GH (fig. LV)

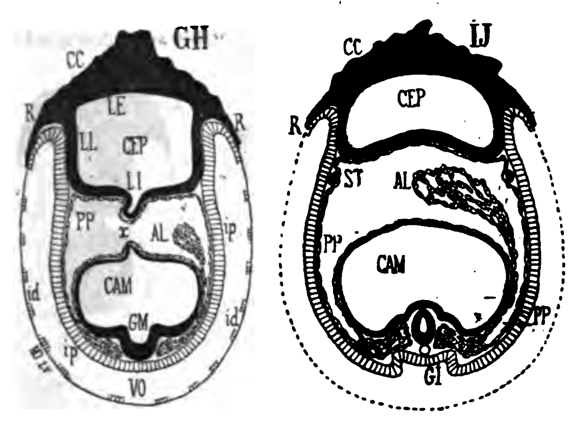


Fig. LV. — Les derniers stades de l'inversion chez le type rat-souris. Le schéma GH condense les stades G et H du campagnol (fig. LI); le schéma IJ condense les stades I et J du campagnol (fig. LII et LIII).
CEP, cavité ectoplacentaire, avec sa lame supérieure (LE), sa lame inférieure (LI), ses lames latérales (LL); — PP, cavité pleuro-péritonéale ; CAM, cavité de l'amnios; — AL, allantoïde; — GM, gouttière médullaire; — GI, gouttière intestinale; — ST, place du sinus terminal; — R, zone résiduelle (des feuillets distaux de l'ectoderme et de l'entoderme).

représente à lui seul les deux stades G et H de la figure LI, et le stade IJ renferme de même les deux stades I et J des figures LII et LIII.

Au stade IJ (fig. LV) la surface de l'œuf est formée par un feuillet entodermique; la gouttière intestinale (GI) est ouverte à la surface de l'œuf; le dos de l'embryon regarde dans l'intérieur de l'œuf, mais cet intérieur est la cavité amniotique (CAM). L'inversion est donc achevée et complète.

c. *Cochon d'Inde.*

Le type rat-souris diffère du campagnol par deux particularités de sens inverse : d'une part un retard dans le clivage de l'épaississement ectoplacentaire et la formation de la cavité ectodermique; d'autre part une anticipation dans l'atrophie et la disparition des feuillets distaux. Or ce sont ces mêmes particularités,

ces différences dans le même sens qui vont se présenter entre le cochon d'Inde et le type rat-souris. Chez le cochon d'Inde, le retard dans la formation de la cavité ectodermique sera tel que cette cavité n'apparaîtra pas; mais d'emblée, à un moment donné, se formeront les cavités ectoplacentaire et amniotique auxquelles elle aurait dû donner naissance par sa subdivision. D'autre part, l'anticipation dans l'atrophie des feuillets distaux sera telle que l'entoderme distal ne prendra même pas naissance, et l'ectoderme disparaîtra de si bonne heure que l'inversion sera complète presque

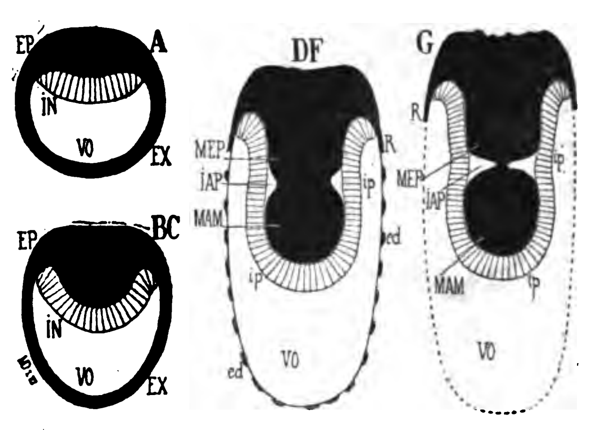


Fig LVI. — Les quatre premiers stades de l'inversion chez le cochon d'Inde, correspondant aux sept premiers stades de l'inversion du campagnol et du type rat-souris. MEP, masse ectoplacentaire; — MAM, masse amniotique. — Les autres lettres, comme dans les figures précédentes.

dès le début, en tant que caractérisée par ce fait que la surface de l'œuf est formée par un feuillet entodermique.

Ces indications théoriques répondent si bien à la réalité des faits qu'elles suffiraient à la rigueur, sans autre explication, pour faire comprendre les figures LVI à LVIII et résoudre le problème si merveilleux de l'inversion des feuillets chez le cochon d'Inde. Mais nous devons analyser avec quelques détails ces figures, pour étudier quelques particularités importantes, conséquences des processus généraux que nous venons d'esquisser, pour montrer que certains retards, ou, comme on dit aujourd'hui, certaines *dilatations* sont exigées par le fait même des anticipations ou *condensations* sus-indiquées, et enfin pour établir la comparaison entre les stades désignés par les mêmes lettres chez le cochon d'Inde, chez le type rat-souris et chez le campagnol.

Dans la fig. LVI, le stade A, initial, n'a pas besoin d'explication : il reproduit les stades A du campagnol et du type rat-souris, si ce n'est que dejà l'ectoderme présente un épaississement ectoplacentaire (EP).

De même le stade BC, ainsi désigné parce qu'il condense en lui seul les stades B et C du type rat-souris.

Le stade suivant (D-F, de la fig. LVI) doit nous arrêter. Il répond au stade D du type rat-souris, mais il en diffère sur bien des points, qui le rattachent déjà au stade E et même au stade F de ce même type; c'est pourquoi il est désigné ici par les lettres D-F, pour marquer qu'il condense en lui les processus des stades D, E, F des types précédents.

L'épaississement ectoplacentaire demeuré à l'état massif (sans clivage) est devenu si considérable et présente des dispositions si particulières qu'il ne mérite plus le nom d'ectoplacentaire.

En effet il commence à s'étrangler (en IAP) et cet étranglement va le diviser en deux masses pleines, l'une supérieure qui peut être dite *masse ectoplacentaire* (MEP), l'autre inférieure, qui mérite semblablement le nom de *masse amniotique* (MAM), car chacune de ces masses se creusera plus tard, l'une en cavité ectoplacentaire, l'autre en cavité amniotique. A cet égard, ce stade du cochon d'Inde correspond donc déjà au stade F du type rat-souris (fig. LIV).

D'autre part les feuillets distaux sont réduits à leur plus simple expression : en effet l'entoderme ne s'est pas étendu sur toute la face interne de la cavité blastodermique (VO); il est resté tel qu'au stade BC, se réduisant à ne constituer qu'une lame proximale (*ip*); et l'ectoderme distal (*ed*) est déjà en voie d'atrophie; il va disparaître, et la ligne ponctuée du stade G indique non sa présence, mais la place qu'il occupait antérieurement. A ce point de vue, c'est-à-dire quant à la disposition particulière qui fait que la surface de l'œuf est formée par une lame ectodermique, l'inversion du cochon d'Inde se trouve déjà achevée non seulement avant toute apparition d'un rudiment embryonnaire, mais même avant l'apparition de la cavité centrale de l'œuf inversé, de la cavité amniotique. Notons que tout cela s'est passé si vite, avec une telle condensation dans les processus, qu'il n'a pas été donné au mésoderme le temps, si nous pouvons ainsi parler, d'apparaître encore; l'étranglement, qui va séparer la masse ectoplacentaire d'avec la masse amniotique (en IAP), se produit sans la présence du mésoderme à son niveau;

c'est pourquoi, pour le campagnol comme pour le rat, nous nous étions refusé à considérer le rudiment mésodermique (MS, fig. L) comme la cause efficiente de l'étranglement, nous bornant à constater l'apparition de ce rudiment mésodermique dans l'espace laissé libre entre l'entoderme proximal et l'étranglement du sac ectodermique. Chez le cochon d'Inde cet espace libre existe (au niveau de IAP, fig. LVI), mais il reste vide; nous allons voir ce fait donner lieu à une conséquence théorique très singulière (voir ci-après la question de la cavité pleuro-péritonéale interannexielle).

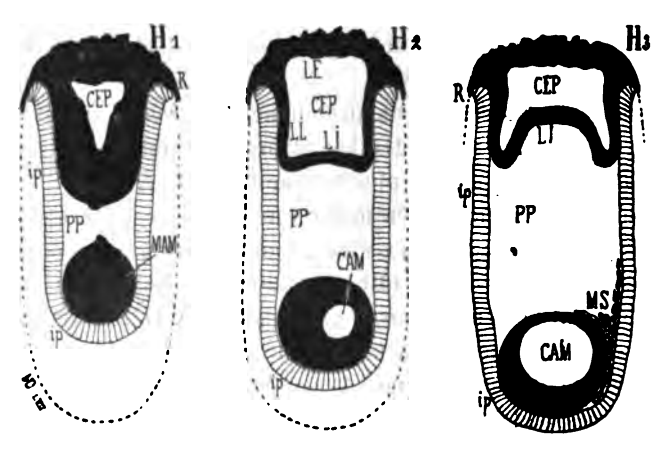


Fig. LVII. — Les trois stades suivants de l'inversion du cochon d'Inde correspondent au stade H des rongeurs précédents.

Lettres comme dans les figures précédentes. — Dans les schémas H_1 et H_2, la ligne pointillée la plus extérieure ne représente pas les feuillets distaux, déjà complètement disparus, mais seulement la place précédemment occupée par l'ectoderme distal; cette ligne pointillée rend ainsi plus faible la comparaison avec les rongeurs, chez lesquels les feuillets distaux existent encore au stade H.

Le stade G (fig. LVI) nous montre la masse amniotique presque séparée de la masse ectoplacentaire, à laquelle elle n'est plus reliée que par un cordon plein, qui correspond au canal interamnio-placentaire (IAP) du même stade, chez les rongeurs précédents.

Alors la masse amniotique (MAM, en H_1, fig, LVII), devenue libre, s'éloigne de plus en plus de la masse ectoplacentaire, et descend dans le cylindre entodermique (entoderme proximal) qui s'allonge de plus en plus. C'est une particularité de l'œuf inversé du cochon d'Inde que cet allongement prodigieux de l'œuf inversé, allongement qui n'est pas même figuré en ses proportions réelles dans nos schémas, mais dont nous donnerons ultérieurement le dessin

vrai. Cet allongement demande du temps; il faut aussi qu'en même temps il se produise des cavités dans les masses ectodermiques pleines; c'est pourquoi, aux condensations ou abréviations de développement observées jusqu'à ce moment, va succéder une phase de dilatation ou de retard; c'est pourquoi le stade H des types précédents, stade qui va jusqu'à l'apparition de l'embryon (voir les figures LI et LV), se trouve ici décomposé en plusieurs stades secondaires et successifs que nous désignons par les lettres H_1, H_2, H_3 (fig. LVII) et H_4, H_5 (fig. LVIII).

Au stade H_1 la masse amniotique est déjà éloignée de la masse

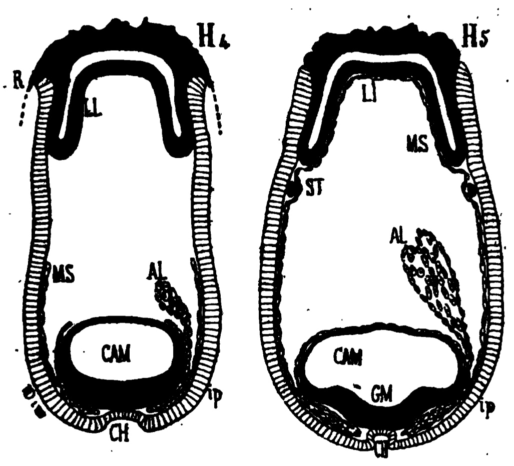


Fig. LVIII. — Derniers stades de l'inversion chez le cochon d'Inde, correspondant encore au stade H des rongeurs précédents.
Lettres comme dans toutes les figures précédentes.

ectoplacentaire; entre les deux est un espace vide (PP), limité latéralement par la partie correspondante de l'entoderme proximal. Cet espace, au stade correspondant, chez le campagnol et le rat, est tapissé par une lame mésodermique et représente le cœlome externe, ou cavité pleuro-péritonéale interannexielle. Ici, chez le cochon d'Inde, il n'y a pas encore de mésoderme; et cependant il est impossible, par le fait des homologies, de donner un autre nom à cet espace que celui de cœlome externe. Singulière conséquence des retards et des anticipations diversement combinées des processus de développement! nous sommes amenés à parler d'un cœlome, d'une cavité pleuro-péritonéale qui n'est pas creusée dans un mésoderme. Cela paraîtrait absurde *a priori*, sans la série des faits qui rendent la chose aussi logique, que cet autre fait de parler, chez le

cochon d'Inde, d'un entoderme proximal (*ip*) alors qu'il n'a jamais existé d'entoderme distal.

Poursuivons l'étude de ce stade H_1. Nous voyons que la masse ectoplacentaire commence à se cliver et à donner naissance à une cavité (CEP) qui sera la cavité ectoplacentaire, et présentera bientôt (H_2, H_3) les mêmes dispositions morphologiques que chez les rongeurs précédents. Nous voyons d'autre part que la masse amniotique est encore pleine; ce n'est qu'un peu plus tard qu'elle se creusera.

Par cette figure du stade H_1, et en jetant un regard sur les deux stades qui suivent, nous avons enfin l'explication de cet ovo-cylindre découvert par Bischoff et qui a tant excité son étonnement. Cet ovo-cylindre est l'entoderme proximal de l'œuf inversé. Nous avons également l'explication de la nature du corps sphérique plein que Bischoff avait découvert dans l'extrémité libre de l'ovo-cylindre et qu'il avait vu se creuser d'une cavité, dont les parois avaient donné naissance au voile amniotique par leur partie interne et à l'embryon (système nerveux) par leur partie externe. Ce corps sphérique, cette cavité sphérique n'est autre chose que la cavité amniotique; mais il faut avouer qu'il serait difficile de la reconnaître sans être préparé par son étude chez le campagnol et chez le type rat-souris. Vers l'extrémité libre de l'ovo-cylindre, ce corps sphérique repose au contact de l'entoderme proximal; aussi Bischoff avait-il bien observé que la moitié externe de sa vésicule sphérique présente deux feuillets, dont le plus superficiel donne naissance au tube digestif.

Le stade H_2 a à peine besoin d'explications. Tandis que la cavité ectodermique se creuse plus largement, et présente, comme chez les rongeurs précédents, une lame externe (LE), une lame interne (LI) et des lames latérales (L,L), la cavité amniotique apparaît à son tour (CAM), dans la sphère ectodermique pleine, non pas au centre de cette sphère, mais d'une manière légèrement excentrique. En même temps l'ovo-cylindre (tube formé par l'entoderme proximal) s'est allongé, et la cavité pleuro-péritonéale (PP) est devenue plus considérable. Mais il n'y a cependant pas encore de lames mésodermiques.

Le mésoderme n'apparaît qu'au stade H_3, alors que la cavité amniotique est largement dessinée, et que ses parois se laissent distinguer en un toit (du côté de la cavité pleuro-péritonéale), plus

mince, qui deviendra le voile amniotique, et un plancher, plus épais, qui est l'aire embryonnaire. C'est au niveau de la jonction de ce toit et de ce plancher, dans l'espace étroit entre l'ectoderme et l'entoderme au niveau de la future région postérieure de l'embryon, qu'apparaît le mésoderme. Il provient de l'entoderme; mais c'est là un point qu'il n'y a pas lieu de discuter en ce moment. Il s'étend rapidement, d'une part du côté de l'aire embryonnaire, et d'autre part vers la cavité pleuro-péritonéale, où on peut suivre graduellement sa marche sur le voile amniotique et sur les parois entodermiques de l'ovo-cylindre (voy. stade H_3, fig. LVII).

Au stade H_4 (fig. LVIII) il n'a cependant revêtu la face intérieure de cet ovo-cylindre que jusque vers le tiers ou le milieu de sa hauteur (MS). A ce moment apparaît (AL) le bourgeon plein, mésodermique, qui est le premier rudiment de l'allantoïde. Nous avons dit antérieurement avec quel étonnement Bischoff avait constaté cette apparition de l'allantoïde précédant tout rudiment embryonnaire; c'est encore un de ces détails d'anticipation et d'anachronisme qui n'ont plus rien que de banal, tant les faits de ce genre sont communs chez les rongeurs.

Enfin au stade H_5 (fig. LVIII) le mésoderme tapisse toute la cavité du cœlome externe, aussi bien le voile amniotique que la paroi entodermique de l'ovo-cylindre, et qu'enfin la lame profonde ou interne de l'ectoplacenta (LI); mais cet ectoplacenta a changé de forme et pris une configuration différente de celle à laquelle il aboutissait chez les rongeurs des types précédents. Tandis que chez le campagnol, le rat, la souris, la cavité ectodermique se réduisait à une fente linéaire (destinée à disparaître, comme nous le verrons plus tard) par rapprochement pur et simple de sa lame inférieure (voy. fig. LIII) et effacement de ses lames latérales, chez le cochon d'Inde cet effacement se fait par une invagination de la lame interne ou inférieure, qui remonte dans la cavité ectoplacentaire; sur les schéma des stades H_2,H_3,H_4,H_5, on suit facilement les degrés successifs de cette invagination. On voit que par suite, d'une part, la lame dite interne mérite bien ce nom, et, d'autre part, les lames latérales ne s'effacent pas, mais persistent, et même deviennent doubles de chaque côté, comme conséquence directe de l'invagination (voir H_4 et H_5). Ainsi se trouve donc résolu le problème des formations singulières découvertes par Reichert à l'extrémité adhérente de l'ovo-cylindre, et retrouvées par Bischoff,

lors de la publication de son second mémoire, à savoir ce bonnet creux, à doubles parois. On voit en même temps combien étaient laborieuses, pénibles, invraisemblables, les hypothèses par lesquelles Reichert faisait dériver de la caduque cette formation, hypothèse dont nous avons donné le schéma dans la fig. XLVIII.

Les choses sont en réalité bien plus simples que toutes ces suppositions, et que toutes celles qui ont été faites depuis, comme nous le verrons dans le paragraphe suivant. Mais si explicites que se présentent ces choses sur le schéma H_3 de la fig. LVIII, ici encore il faut reconnaître que l'intelligence en serait impossible pour qui n'aurait pas connaissance des stades antérieurs, et ne ferait pas la comparaison avec les stades correspondants des autres rongeurs.

Enfin, pour en finir avec ce stade H_3, nous voyons que le bourgeon allantoïdien a augmenté en volume et en saillie, et qu'il se dirige vers le haut, vers la concavité de l'ectoplacenta. La manière dont il atteint cet ectoplacenta et le pénètre sera l'objet de nos descriptions ultérieures, dans la partie de ce travail consacrée à l'étude spéciale du placenta du cochon d'Inde. D'autre part la gouttière médullaire (GM) et le premier rudiment de la corde dorsale (CH) sont apparus; enfin on voit en ST la place du sinus terminal.

Nous arrêtons cette étude au stade H_3. Il serait superflu de suivre les processus jusqu'aux degrés de développement correspondant aux stades I et J des autres rongeurs (voir les figures LII et LIII), car il est bien facile de voir que les figures que nous aurions à donner ici ne seraient que la répétition de celles déjà étudiées, sauf la forme plus allongée de l'ensemble de l'œuf du cochon d'Inde; encore cette forme se modifie-t-elle graduellement, de façon à devenir complètement sphérique, comme dans la fig. LIII.

On voit combien facilement l'inversion du cochon d'Inde se déduit de celle du type rat-souris. Or, d'après Selenka, cette dérivation présenterait des transitions encore plus graduées. En effet d'après lui, et surtout bien plus d'après ses figures que d'après les détails de son texte, il se trouverait que ce que nous avons décrit, d'après nos propres préparations, pour le type rat-souris, ne se réaliserait que pour le *mus sylvaticus*. Pour le *mus decumanus* et le *mus musculus* une petite particularité se manifesterait portant sur le stade D. Comme le montre la figure ci-contre (fig. LIX), au moment du clivage de la masse ectodermique, pour donner naissance à la cavité ectodermique, le processus présenterait une sorte d'hésitation; la

masse ectodermique pleine commencerait à s'étrangler, en même temps que son clivage se ferait en deux régions distinctes, l'une correspondant à la future cavité ectoplacentaire, l'autre à la future cavité amniotique (voir la fig. 63 de la planche XVI du mémoire de Selenka : *Die Blätterumkehrung*, 1884, et comparer notre fig. LIX avec le stade D de la fig. LIV); mais bientôt l'étranglement en question s'effacerait, les deux cavités de clivage se confondraient en une seule, et les dispositions redeviendraient identiques à celles du stade E de la fig. LIV. Or supposons que l'étranglement commencé (fig. LIX) se continue, s'accentue, et que les deux cavités de clivage restent distinctes, nous aurions une forme de processus plus

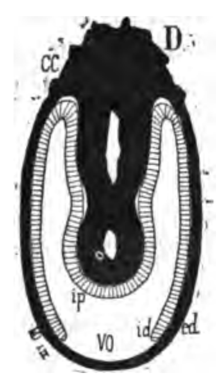


Fig. LIX. — Schéma du stade D du *mus decumanus*, d'après Selenka (*op. cit.*, pl. XVI, fig. 63); à comparer avec le stade D de la fig. LIV, lequel serait plus spécialement propre au *mus sylvaticus*.

voisine de ce qui a lieu chez le cochon d'Inde, car les cavités ectoplacentaire et amniotique se seraient déjà formées indépendamment l'une de l'autre, sans provenir de la subdivision d'une cavité primitive commune, la cavité ectodermique.

En terminant ce rapide exposé, deux remarques s'imposent. On voit d'abord, surtout par ce qui vient d'être dit pour le cochon d'Inde, combien il nous était indispensable d'étudier d'abord, d'une manière schématique, l'inversion des feuillets avant de commencer l'étude du placenta des rongeurs dits à inversion. On voit en second lieu combien était légitime notre admiration pour les travaux de Bischoff, car tout ce qu'a avancé cet auteur se trouve pleinement vérifié. C'est qu'il avait procédé par l'étude sériée; ne pouvant pas saisir les stades qui aboutissent à la formation de l'ovo-cylindre, il avait du moins suivi la série des processus par lesquels cet œuf

cylindre donne l'embryon, son amnios, son allantoïde, de sorte qu'il avait pu dire à coup sûr : ceci est le feuillet végétatif (entoderme), cela est le feuillet animal (ectoderme). Reichert, ayant procédé autrement, s'était perdu dans de vaines hypothèses. Nous allons voir que d'autres, plus tard, ont fait comme lui, voulant interpréter un état de choses, sans rechercher ce qui le précède, ou au moins ce qui le suit. Bischoff ne s'est trompé, ou pour mieux dire est resté sans conclusion, seulement à propos de la formation en *bonnet creux* de la base adhérente de l'œuf cylindre. C'est qu'ici il fallait, pour résoudre le problème, une série bien plus complète, portant non seulement sur les stades d'un même animal, mais encore sur l'embryologie comparée de tout un groupe. Nous allons voir combien d'autres ont encore hésité sur cette formation, jusqu'à ce que Kupffer et Selenka abordassent le problème par la série des formes comparées.

C. — *Historique et critique*.

Nous avons vu comment le problème de l'inversion avait été posé par Bischoff; nous savons quelle est sa solution; il nous faut maintenant passer rapidement en revue les diverses tentatives faites pour arriver à cette solution. Ces tentatives ne sont pas nombreuses, et elles sont presque toutes dues à un seul embryologiste, à Hensen.

Il est bien évident, d'après ce qui précède, qu'il y avait peu de chance de résoudre le problème tant qu'on ne l'étudierait que chez le cochon d'Inde où les processus sont trop rapides et trop compliqués. Reichert avait cependant annoncé que le cochon d'Inde n'est pas un type unique dans son genre, et dès 1849 il avait, dit-il, montré à l'académie de Dorpart que la situation inverse du dos et de la gouttière intestinale se présente chez le rat et la souris dès l'apparition des lames dorsales [1].

De son côté Bischoff avait fait sur l'*Hypudæus amphibius* quelques observations l'amenant à conclure que chez cet animal, et sans

1. C.-B. Reichert, *Beitrage zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens*. Berlin, 1862, page 101.

doute aussi, dit-il, chez d'autres rongeurs, l'œuf et l'embryon présentent les mêmes rapports que chez le cochon d'Inde[1]. Mais c'est surtout ce dernier animal qui attira l'attention des embryologistes, et fut ainsi l'objet d'un premier mémoire de Hensen, en 1876[2].

Hensen cherche d'abord à combler la lacune laissée par Bischoff; il s'efforce de retrouver l'ovule du cochon d'Inde vers les environs du septième jour, et en effet il arrive à observer trois ovules entre le septième et le huitième jour après l'accouplement (*op. cit.*, pages 402 à 406; figures 82 et 83, pl. XII). Cet œuf est constitué alors par un puissant épaississement ectodermique dont notre schéma BC, fig. LVI, donne une idée suffisante. Or Hensen, en présence d'une semblable conformation, interprète la couche ectodermique (EX, en BC de la fig. LVI) comme représentant une production utérine surajoutée à l'œuf, qui ne serait représenté à ses yeux que par la masse centrale. Aussi se prononce-t-il aussitôt en faveur de Reichert, contre Bischoff : « C'est avec raison que Reichert a considéré le corps sphérique de l'extrémité de l'ovo-cylindre comme étant seul l'œuf. » (*Op. cit.*, p. 403.) Et cependant toute personne qui, sans avoir aucune donnée spéciale sur le cochon d'Inde, mais connaissant le développement du rat ou de la souris, examinera les figures de Hensen, y reconnaîtra du premier coup un œuf dans la cavité blastodermique duquel la masse ectodermique pleine fait déjà une très forte saillie.

Etudiant alors la masse sphérique pleine qu'il considère comme étant seule l'œuf, Hensen la voit se creuser d'une cavité (p. 407), dans laquelle il reconnaît, comme Bischoff, la future cavité amniotique. Il croit voir les parois de cette cavité donner naissance à une couche de cellules, qui double la face interne de l'ovo-cylindre, et qu'il considère comme un entoderme, c'est-à-dire qu'il ne s'est pas aperçu que c'est l'ovo-cylindre lui-même qui représente l'entoderme. En somme, il n'apporte que peu de faits nouveaux après Bischoff, et quant à l'explication de l'inversion, il croit la trouver en supposant que l'œuf, dans ses premiers stades, par suite de pressions exercées par la caduque, s'est déchiré, que les éléments entodermiques ont fait hernie au dehors et se sont disposés à la surface du

1. Bischoff, *Entwicklung des Meerschweinchens*, 1852, page 46.
2. V. Hensen, *Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens* (Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1876, tome I, p. 212).

reste de l'œuf (page 411). Il insiste sur l'absence d'une vésicule ombilicale chez le cochon d'Inde.

Mais l'ovo-cylindre ne présente pas seulement à considérer le corps sphérique de son extrémité libre; il y a encore la singulière formation en *bonnet creux* de son extrémité adhérente, formation découverte par Reichert. Hensen l'interprète comme Reichert : c'est un prolongement de l'épithélium interne (page 409). Pour expliquer sa formation il émet diverses hypothèses et entre autres la suivante, qu'il réfute lui-même presque aussitôt, mais que nous tenons à reproduire comme curiosité : « Qu'on suppose, dit-il (*ibid.*), que l'œuf s'est placé dans une glande utérine, et qu'ensuite celle-ci



Fig. LX. (Hensen, 1876, pl. XI, fig. 70.) — EP, épithélium formant l'ovo-cylindre; N, la formation en bonnet creux; — ST, cordon cellulaire plein qui en part.

s'est invaginée en elle-même, on trouvera à ce niveau, sur une coupe longitudinale, six parois ou couches cellulaires placées parallèlement, savoir d'abord les deux parois externes restées dans leur situation normale, et en dedans de celle-ci, de chaque côté, les deux parois opposées de la portion invaginée, et enfin, au centre de toute la formation, le canal (ST, fig. LX) répondant à l'embouchure de la glande dans l'utérus. Cette dernière partie ou bien ne se retrouve pas sur les préparations, ou bien se présente comme un simple cordon cellulaire dont on peut facilement supposer qu'il est destiné à disparaître bientôt (ST). » Qu'il nous soit permis d'insister sur ces derniers détails, c'est-à-dire sur les accidents de préparation qui ont dû être l'origine de cette interprétation. Il arrive souvent que la formation ectoplacentaire, telle qu'elle est représentée au stade H_2 de notre figure LVII, se plisse pendant les manœuvres

de la préparation, et même qu'on la trouve plissée sur des pièces durcies pour des coupes totales. Avec des coupes sériées on arrive à reconnaître la vraie nature de cette disposition accidentelle; mais en dehors de ces conditions, on peut prendre, pour un canal ou un cordon cellulaire plein, tout pli qui se trouvera parcourir l'axe de l'ectoplacenta à l'état de bonnet creux. C'est ce qui est arrivé à Hensen pour la préparation représentée dans la figure 70 de sa planche XI. Nous reproduisons ci-contre (fig. LX) ce dessin de Hensen, et, traduisant d'une manière schématique l'hypothèse par laquelle nous avons vu, quelques lignes plus haut, qu'il expliquait cette disposition, nous mettons ce schéma côte à côte avec celui de Reichert (fig. LXI). On verra ainsi à quelles suppositions

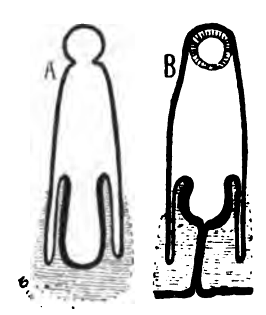


Fig. LXI. — Parallèle de la théorie de Reichert (A) et de l'hypothèse de Hensen (B). — Tout ce qui est dessiné par un large trait noir serait d'origine épithéliale (utérine).

compliquées on peut être amené lorsque, à défaut de préparations sériées, montrant l'origine et le devenir des choses, on veut les interpréter directement par le raisonnement et l'imagination.

Après ce premier travail de Hensen, la question dormit pendant plusieurs années d'un profond sommeil. Nous n'avons pas en effet à parler ici du travail de Schäfer (1876), ni de celui de Creighton (1878), quoiqu'ils traitent tous deux de l'embryologie du cochon d'Inde. Schäfer [1] se borne à décrire ce qu'il a observé sur deux œufs

1. A. Schäfer, *A contribution to the history of development ob the Guinea-pig*, Journ. of Anat. and Phisiol., 1876-77, vol. X et XI. « Je n'ai, dit Schäfer (*op. cit.*, vol. X, p. 775), absolument pas trouvé le prolongement épithélial décrit par Reichert (et aussi par Hensen) comme provenant de l'épithélium utérin et entourant l'œuf de manière à lui former une capsule close, et, tout au moins dans les premiers stades, une tige creuse rattachant l'œuf à l'utérus. Cette formation avait-elle déjà disparu à l'âge de ces œufs, en a-t-elle été accidentellement détruite dans les manœuvres de préparation? c'est ce que je ne saurais dire. » Par contre, page 776, il reconnaît que l'ovo-cylindre est formé par une lame hypoblastique et par une couche mésodermique, qu'il nomme mésoblaste pariétal.

extraits d'une même femelle et à un stade relativement avancé; Creighton [1] étudie essentiellement la structure et l'histogenèse du placenta. Nous reviendrons du reste sur ces deux mémoires, surtout sur le second, à propos du développement du placenta.

C'est seulement en 1882 que la question est reprise, par Spee, à l'instigation de Hensen, puis par Hensen lui-même.

Le court travail de Spee ne porte pas sur l'inversion; ce mot même n'y est pas prononcé; et cependant les faits observés sont de première importance à cet égard. Ce travail traite des *premiers stades du développement du cochon d'Inde jusqu'à l'achèvement de la*

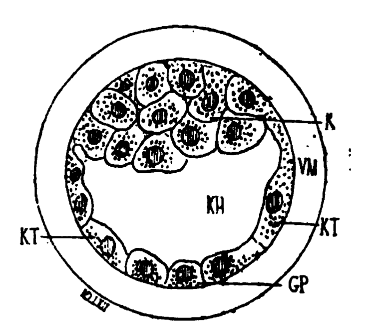


Fig LXII. (Spee, 1882, fig. 3.) — Œuf après le 5e jour. — K, épaississement blastodermique; — GP, antipôle; — KH, cavité blastodermique; — KT, les autres régions de la vésicule blastodermique. — VM, membrane vitelline.

vésicule blastodermique [2]. L'auteur a pu obtenir un certain nombre d'œufs avant leur fixation, observer la segmentation de l'ovule, les formations qui en dérivent, depuis le second jusqu'à la fin du sixième jour après l'accouplement. Il réfute l'erreur de Bischoff, d'après lequel la segmentation s'arrêterait à un moment donné, et les sphères de segmentation se fusionneraient de nouveau en une masse unique. La segmentation continue sans interruption et aboutit, au cinquième jour, à la formation d'une vésicule blastodermique, incluse encore dans une membrane vitelline (VM). Les parois de cette vésicule sont formées, sur la plus grande partie de leur étendue, par une couche unique de cellules (KT, KT, fig. LXII); en deux régions, situées en deux points opposés, cette paroi est plus épaisse; dans l'une de ces régions, que l'auteur appelle *antipôle*

1. Ch. Creighton, *On the formation of the placenta in the guinea-pig*. (Journ. of Anatomy and Physiology, 1878, vol. XII, p. 534).

2. Graf Ferdin. Spee, *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase*. — Inaug. Diss., Kiel, 1882.

(Gegenpol; GP, fig. LXII), l'épaississement est dû seulement au volume des cellules qui ne forment qu'une couche (cellules de l'*antipôle*); dans l'autre région, l'épaississement est dû à la superposition de plusieurs couches de cellules; c'est le renflement blastodermique ou germinatif (K). Les cellules de l'antipôle, dès ce moment, et surtout au stade suivant, présentent des déformations amœboïdes très remarquables; elles émettent des prolongements qui perforent la région correspondante de la membrane vitelline (voir GP, fig. LXIII), la déchirent et produisent finalement une ouverture suffisante pour que la vésicule blastodermique tout entière s'échappe au dehors. L'auteur a été assez heureux pour

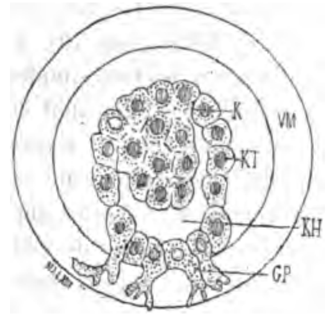


Fig. LXIII. (Spee, 1882, fig. 6.) — Vésicule blastodermique du cochon d'Inde, à un état plus avancé que celui de la figure précédente. Mêmes lettres. — La vésicule blastodermique est légèrement revenue sur elle-même (il y a un espace entre elle et la membrane vitelline), ce qui est peut-être une disposition accidentelle. — Les contours des cellules ne sont pas très bien distincts.

retrouver, dans la cavité d'une corne utérine, une membrane vitelline ainsi vide et abandonnée par la masse blastodermique. Pendant ce temps, l'épaississement blastodermique ou germinatif a augmenté de volume, par multiplication de ses cellules, et il fait saillie, sous forme de demi-sphère, dans la cavité de la vésicule blastodermique, cavité qui est devenue semi-lunaire en coupe optique. A cet état (fig. LXIII), la vésicule blastodermique répond exactement au schéma BC de la fig. LVI; et quoique Spee ne parle pas d'une distinction entre les éléments ectodermiques et entodermiques, sa figure représente comme plus foncées, moins transparentes, les cellules qui limitent l'épaississement germinatif du côté de la cavité blastodermique [1], et nous verrons ultérieurement qu'en effet, chez

1. Cette particularité existe dans la planche de la thèse en question (1882); elle n'est pas reproduite dans la planche, remaniée, du mémoire, qui n'est qu'une réimpression de la thèse, paru dans les *Archives de His et Braune*, 1883, p. 44.

la souris par exemple, l'entoderme à son début (IN, fig. LVI, schéma BC) se distingue par son opacité relative.

Ce travail de Spee paraît avoir singulièrement modifié la manière de voir de Hensen. Nous savons que, dans son mémoire de 1876, en présence d'un œuf répondant à ce même schéma BC (fig. LVI), il avait considéré comme d'origine utérine la couche extérieure qui est en fait l'ectoderme de l'œuf. Reprenant aussitôt la question[1], il décrit un corps sphérique qu'il avait trouvé dans un utérus de cochon d'Inde, en 1877, et dont il avait jusque-là réservé l'interprétation. L'animal en question avait été sacrifié six jours et vingt-trois heures après l'accouplement : le corps sphérique, tel que le représente Hensen, est vraiment bien peu semblable à un œuf: Selenka (*Blätterumkehrung*, 1883, page 79), d'après le dessin de Hensen, n'hésite pas à dire que c'est tout simplement une formation accidentelle (un amas épithélial?), telle qu'il en a souvent trouvé dans l'utérus des rongeurs. C'est tout au moins un œuf très altéré. On peut y distinguer une masse centrale cellulaire, autour de laquelle est un espace rempli de liquide, que circonscrit d'autre part une membrane paraissant formée de cellules et qui devient extrêmement mince ou méconnaissable dans la région où elle adhérait à l'épithélium utérin. En présence de cette disposition, « il n'y a, dit Hensen (*op. cit.*, 1883, page 63), que deux interprétations possibles : ou bien la masse cellulaire centrale représente seule l'œuf, et la membrane cellulaire enveloppante dérive de l'épithélium de l'utérus; ou bien ce corps tout entier est l'œuf, et la masse centrale répond au renflement ou épaississement blastodermique de Spee. » C'est à cette dernière interprétation que se rattache Hensen, identifiant le corps en question à l'œuf de la fig. 6 de Spee (fig. LXIII ci-dessus). « Dans mon précédent travail, dit-il (page 64), en parlant d'un œuf entouré d'une capsule épithéliale, j'étais donc dans l'erreur, ainsi que l'avait indiqué Schäfer.... Je pense donc maintenant (page 65) que Bischoff avait complètement raison quand il considérait l'ovo-cylindre dans sa totalité comme représentant l'œuf, et le corps sphérique de son extrémité libre comme une masse vitelline » (Dotterest). Alors Hensen tente une nouvelle explication du mécanisme de l'inversion, et donne le schéma reproduit ci-contre (fig. LXIV). Ce que, avec Spee, il

1. V. Hensen, *Ein frühes Stadium des im Uterus des Meerschweinens festgewachsenen Eies*. (Arch. f. Anat. und Physiol. — Anat. Abth., 1883, p. 61.)

nomme renflement ou épaississement blastodermique, tend à se séparer du reste de l'œuf; dans le processus de cette séparation, l'épaississement blastodermique, dit-il (page 66), composé au moins de deux couches de cellules, se comporte de telle manière que les cellules qui jusque-là étaient superficiellement, extérieurement placées, et représentaient des éléments ectodermiques (cellules figurées avec leurs noyaux dans le schéma), viennent prendre une place centrale et repoussent à leur périphérie les cellules entodermiques (ombrées de noir sur le schéma), qui finissent par constituer la couche externe de la masse blastodermique. Ce schéma répond parfaitement à la réalité des choses, quant aux premiers stades de l'inversion. Donne-t-il l'explication de l'inversion achevée, de l'ovo-cylindre du cochon d'Inde? c'est ce que nous examinerons dans un instant.

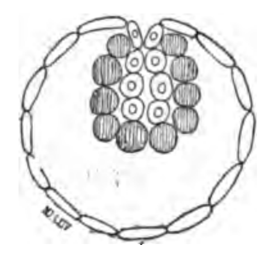


Fig. LXIV. (Hensen, 1883, pl. III, fig. 12.) — Nouveau schéma de l'inversion chez le cochon d'Inde, d'après Hensen.

Cependant d'autres embryologistes avaient eu l'heureuse idée de s'adresser à d'autres rongeurs, puisque déjà Bischoff et Reichert avaient entrevu une inversion analogue ailleurs que chez le cochon d'Inde.

Le premier en date paraît avoir été Fraser, qui, en août 1882, au congrès de la *British association*[1] à Southampton, faisait une communication préliminaire, dans laquelle, d'après la courte note insérée dans le journal *Nature*, « il montre que le cochon d'Inde n'est pas un type isolé au milieu des autres mammifères par la singularité de son développement, mais qu'il partage ces caractères avec le rat et la souris;.... que chez ces animaux le feuillet hypoblastique prend sa situation extérieure dès le processus de segmentation, et que par conséquent l'inversion est une disposition tout à fait primitive

1. Fraser (A.), *The British association reports* (*Nature*, 14 septembre 1882, vol. XXVI, n° 672, p. 493).

dans leur développement ». Mais hâtons-nous de dire que ce court énoncé n'a jamais reçu les compléments d'explication qu'il exigeait, car, lorsque bientôt après Fraser publia un mémoire plus explicite, il avait déjà renoncé à cette idée d'une apparition si précoce de l'inversion. C'est que, en effet, presque aussitôt avait été publié un mémoire dont l'apparition est la date la plus importante dans cet historique, car, tout d'un coup, d'une manière complète, la lumière était jetée sur la question. C'est le travail de Kupffer, de novembre 1882 [1]. Le problème de l'inversion des feuillets a paru à Kupffer d'autant plus curieux, que cette disposition ne se présente pas chez le lapin. Notons en passant que, d'après ce que nous avons démontré, l'inversion se présente chez le lapin, en tant que caractérisée par ce fait que l'entoderme arrive, à un moment donné, à former la couche la plus extérieure de l'œuf; mais que ce moment est très tardif, la disposition en question ne se réalisant que tout à fait vers la fin de la gestation. Toujours est-il que Kupffer a étudié à ce point de vue l'œuf du campagnol. Son mémoire est un chef-d'œuvre de clarté, de précision, et on admire, en le lisant, qu'il ait pu dire tant de choses, et de si exactes en si peu de pages (15 pages de texte et une planche). Nous en avons de fait donné l'analyse par notre exposé schématique de l'inversion chez le campagnol; mais nous devons y revenir, comme nous le ferons pour les travaux de Selenka, également résumés dans nos schémas, parce qu'il est nécessaire d'indiquer les dénominations par lesquelles Kupffer désigne les diverses parties, d'expliquer la synonymie des termes, et de donner les raisons pour lesquelles nous n'avons pu toujours adopter les mêmes dénominations que lui.

Décrivant d'abord un œuf à l'état d'ovo-cylindre (voir ci-dessus le schéma F, fig. L), il y distingue une *base* ou extrémité adhérente, et un sommet ou extrémité libre, et il compare cet œuf à une gastrula dont la bouche serait fixée sur le terrain maternel (base de l'ovo-cylindre) et qui présenterait à ce niveau une formation particulière qu'il nomme le bouchon ou cheville (*Zapfen*, en allemand), laquelle n'est autre que la masse désignée par la lettre T dans le schéma F de notre fig. L [2]. Hensen fut d'abord porté à considérer ce bouchon

1. C. Kupffer, *Das Ei von Arvicola Arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben* (*Sitzungsber. d. königl, Bayr. Akad. d. Weis.*, 4 novembre 1882, tome V, p. 621).

2. C'est avec intention que nous passons sous silence les détails de configuration primitive que Kupffer, et plus tard Selenka, ont décrits dans ce *bouchon* (forme

comme une production qui, étrangère à l'œuf lui-même, dériverait de l'épithélium utérin; mais Selenka, lui soumettant des préparations analogues empruntées à la souris, le détourna de cette hypothèse et le convainquit qu'il s'agit bien là d'une formation appartenant à l'œuf lui-même. Dès lors Kupffer arrive, du premier coup, à une interprétation exacte de cet ovo-cylindre. La couche de cellules la plus interne, comme la couche la plus externe, qui se continuent l'une avec l'autre au niveau du bouchon (les lignes noires pleines de la fig. L, en F) sont l'ectoderme de la vésicule blastodermique, et le feuillet qui les tapisse est l'entoderme, qui occupe l'intérieur de l'œuf invaginé (en forme de gastrula) comme il occupe l'intérieur de n'importe quel œuf de mammifère (pages 623-624). Restait donc à saisir le processus et la signification de cette invagination. A cet effet l'auteur se procure un grand nombre d'utérus gravides de campagnol et se trouve bientôt en possession d'une série de préparations allant depuis l'état de sphère blastodermique creuse, jusqu'au stade où apparaît l'amnios (voy. nos figures L, LI et LII). Dans ces conditions il suit les diverses phases de l'invagination, telle que nous l'avons figurée (en la désignant pour notre part sous le nom de formation ectodermique) et il peut décidément se convaincre que le bouchon est bien une formation appartenant à l'œuf lui-même. Seulement il ne regarde pas ce bouchon, qui est ectodermique, comme absolument de même nature que le reste de l'ectoderme. Ceci demande quelques explications préliminaires.

En 1875, Rauber avait décrit la région embryonnaire de la vésicule blastodermique du lapin comme présentant un ectoderme composé de deux couches, l'une profonde, de cellules cubiques ou cylindriques, l'autre superficielle, de cellules très aplaties. D'après ce même auteur, cette couche superficielle n'aurait qu'une existence transitoire, serait destinée à disparaître, ne serait qu'une couche temporaire de recouvrement (Deckschicht); elle a été désignée depuis dans les ouvrages classiques sous le nom de *couche transitoire de Rauber*. Au contraire, toujours chez le lapin, la couche ectodermique profonde, à cellules cubiques, serait seule ectoderme per-

excavée et prolongement du bouchon dans la cavité ectodermique), parce que ces détails s'effacent bientôt, et que le bouchon revient à la forme représentée dans la fig. L, quoique Selenka et Kupffer insistent beaucoup sur ces détails, et les considèrent comme la cause première de l'inversion. C'est une question sur laquelle il pourra y avoir lieu de revenir, lorsque nous étudierons non plus le processus et le mécanisme de l'inversion, mais les causes qui la déterminent.

manent, destiné à prendre part à la formation de l'embryon, et désigné par suite sous le nom d'*ectoderme formatif.* Mes propres études, non encore publiées, sur l'embryologie du lapin, ne m'ont pas convaincu de la légitimité des distinctions établies par Rauber; elles ont été confirmées, il est vrai, par Lieberkhun et Kölliker; mais elles ne l'ont pas été, ou tout au moins elles ont été interprétées autrement par van Beneden et par Balfour [1]. C'est pourquoi, jusqu'à nouvel ordre, nous ne saurions admettre, surtout à propos des formations ectoplacentaires, une *couche de Rauber* distincte d'un *ectoderme formatif.* Mais cette distinction est la base des descriptions et de la nomenclature de Kupffer et surtout de Selenka; c'est pourquoi nous devions l'indiquer ici.

Revenons à Kupffer et au processus d'invagination : ce n'est pas tout l'ectoderme de la région embryonnaire de la vésicule blastodermique qui s'invagine, mais seulement l'ectoderme formatif; la couche de Rauber reste en place et donne naissance au bouchon de Kupffer. C'est-à-dire que, en se reportant au schéma C de la figure L, le clivage que nous avons indiqué dans l'épaississement ectodermique, et qui donne naissance à la cavité ectodermique (CE), consisterait en une séparation entre la couche de Rauber et l'ectoderme formatif. Cette partie invaginée circonscrit, avec le reste des parois de la vésicule blastodermique, la véritable cavité de l'œuf, la vésicule ombilicale en un mot (Dottersack, VO, fig. L). Vient alors la description de la formation de l'amnios, de l'allantoïde, et l'auteur conclut en disant (pag. 636) : « Quoiqu'il y ait encore des différences entre l'œuf du campagnol, quand il a pris la forme cylindrique, et le stade correspondant de l'œuf du cochon d'Inde, on peut cependant déjà en inférer avec certitude que Bischoff, en considérant comme œuf l'ovo-cylindre tout entier, avait certainement raison contre l'opinion opposée de Reichert et de Hensen, qui ne considéraient comme œuf que le corps sphérique placé à l'extrémité libre de l'ovo-cylindre. »

Selenka, qui, par ses conseils et la communication de ses préparations, avait jusqu'à un certain point collaboré au travail de

1. Rauber, *Die erste Entwickelung des Kaninchens* (*Sitzungsbericht der Naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig*, 1875). — Lieberkuhn, *Ueber die Keimblatter der Saugethiere.* Marburg, 1879. — Kölliker (*Zool. Anzg.*, 1880, nos 61 et 62). — Van Beneden (*Bullet. de l'Acad. royale de Belgique*, 1875, t. XL, p. 686). — Balfour, *Traité d'embryologie comparée*, t. II. — Lieberkuhn, *Ueber die chorda bei Saugethieren* (*Arch. f. Anat. u. Physiol.* ; — *Anat. Abth.* 1882, p. 401.)

Kupffer, publie, en novembre de la même année, son premier mémoire *sur les feuillets blastodermiques de la souris* [1]. Les neuf figures intercalées dans son texte donnent une idée parfaite du processus, et nous nous en sommes assez inspiré dans les schémas de nos figures LIV et LV pour qu'il n'y ait pas lieu à une plus ample analyse. Comme Kupffer, il insiste sur la distinction entre les cellules de Rauber et les cellules ectodermiques formatives : les premières forment le *bouchon* de Kupffer, qu'il appelle *suspenseur* (Träger); les secondes circonscrivent la *cavité ectodermique* (CE, figures LI et LIV), etc. Évidemment, dans sa figure 9, il désigne comme cellules de la caduque des éléments qui ne sont autre chose que des dérivés méconnaissables de l'ectoderme distal; mais c'est là un détail qui ne saurait nous arrêter ici. Aussi je tiens à déclarer, dès maintenant, à propos de ce premier mémoire de Selenka, et à propos de ses autres travaux dont l'indication viendra bientôt, que ce sont des œuvres de premier ordre, telles que, reprenant les mêmes questions après lui, mes recherches n'ont abouti qu'à vérifier les siennes; que tout ce qu'il y a de bon dans la présente partie de ces recherches sur le placenta doit être attribué aux inspirations que j'ai puisées dans ses travaux; c'est seulement pour l'évolution ultérieure des lames ectoplacentaires, et l'histogenèse du placenta, qu'il m'a été donné d'aller plus loin que lui, sur un ordre de questions que, du reste, il n'avait pas eu l'intention de poursuivre.

Ces deux mémoires de Kupffer et de Selenka furent presque aussitôt suivis du travail où Fraser expose, plus complètement que dans sa communication préliminaire ci-dessus, le résultat de ses recherches sur le rat [2]. Mais cet auteur ne nous paraît apporter aucun fait nouveau relativement à l'inversion. Une partie de son mémoire, consacrée aux transformations de la muqueuse utérine, dans les premiers temps de la gestation, nous paraît par contre d'une haute importance, et nous aurons à y revenir plus tard, quand nous nous occuperons spécialement du placenta.

En même temps Hensen faisait paraître une courte note motivée par la publication des mémoires de Kupffer et de Selenka [3]. Elle

1. Emil Selenka, *Keimblätter und Gastrulaform der Maus* (*Biolog. Centralblatt.*, vol. II, n° 18; novembre 1882).

2. Fraser (A.), *On the Inversion of the Blastodermic Layers in the Rat and Mouse* (*Proceeding of the royal Society*, 1883, n° 223, vol. XXXIV, p. 430).

3. Hensen, *Bemerkungen betreffend die Mittheilungen von Selenka und Kupffer über die Entwickelung der Mause* (*Archives de His et Braune*, 1883, p. 70).

contient quelques bonnes remarques, notamment sur la subdivision de la cavité ectodermique en cavité amniotique et cavité de l'ectoplacenta. Hensen ne donne pas de nom particulier à cette dernière, de laquelle, dit-il, il ne connaît rien d'homologue chez les autres animaux. La plus grande partie de cette note est destinée à rechercher comment on pourrait, *à priori*, rendre compte de l'inversion du cochon d'Inde, c'est-à-dire de l'ovo-cylindre de Bischoff, avec le corps sphérique qu'il contient dans son extrémité libre. Si je saisis bien ses arguments, il fait dériver cet ensemble de formations de son schéma reproduit ci-dessus (fig. LXIV); cet œuf s'allonge, son épaississement blastodermique se détache de son point d'attache, devient libre dans la cavité de l'œuf et va se placer à l'extrémité libre de l'œuf devenu cylindrique (page 74). « De sorte, dit-il (*ibid.*, p. 75), que nous arrivons à ce résultat étonnant que l'inversion n'a pas lieu chez le cochon d'Inde dans un sens aussi rigoureux que nous l'entendions jusqu'ici. Si l'on tient compte en effet que la situation primitive du corps sphérique n'est pas à l'extrémité opposée, nous voyons que, au point de vue morphologique, c'est-à-dire par comparaison avec l'œuf du lapin après l'occlusion de l'amnios, nous pouvons ramener l'embryon du cochon d'Inde à une situation normale, aussi bien que, au point de vue des dérivations blastodermiques, nous le ramenons au type classique. » Il y a dans cette phrase une indication lumineuse; mais elle n'est pas compatible avec le schéma de Hensen (ci-dessus, fig. LXIV) : que l'œuf de ce schéma s'allonge, il ne parviendra pas cependant à représenter l'ovo-cylindre du cochon d'Inde : car la couche cellulaire qui circonscrit cet œuf est ectodermique, et les parois de l'ovo-cylindre du cochon d'Inde sont entodermiques. Décidément ce n'est pas avec l'imagination, mais bien par l'étude patiente de préparations sériées que pouvait être résolu le problème posé depuis Bischoff.

C'est ainsi qu'il fut presque aussitôt résolu par Selenka dans deux nouveaux mémoires.

Dans le premier [1] il reprend à fond et poursuit beaucoup plus loin que précédemment l'étude du développement de la souris. Il étudie bien la division de la cavité ectodermique en deux nouvelles cavités : d'une part la *cavité de l'amnios*, qu'il appelle *amnios central*

1. Emil Selenka, *Keimblätter und Primitivorgane der Maus*. Wiesbaden, 1883.

ou *vrai* (Markamnionhöhle); d'autre part la *cavité de l'ectoplacenta*, qu'il appelle *faux amnios* (falsche Amnionhöhle). Nous n'avons pu adopter ces dénominations, surtout la dernière, d'autant que Selenka s'est mépris sur le sort de son *faux amnios*, dont, dit-il, la cavité persisterait jusqu'à la fin de la vie fœtale (il répète deux fois cette affirmation, *op. cit.*, p. 15 et 19). Or nous verrons que cette cavité s'efface, et que les lames ectoplacentaires inférieure et supérieure se soudent, pour que les vaisseaux fœtaux allantoïdiens puissent, de la première, qui les a reçus tout d'abord, passer dans la seconde, où ils se ramifient ensuite. Mais Selenka n'a pas suivi l'évolution du placenta : cette évolution étant au contraire notre objectif principal, nous ne pouvions faire autrement que d'appeler cavité ectoplacentaire le prétendu faux amnios de Selenka. D'autre part il appelle *cavité interamniotique*, l'espace qui est entre la cavité amniotique et la cavité de l'ectoplacenta; nous ne pouvions conserver ce nom, qui ne rappelle aucune homologie; celui de *cœlome* ou de *cavité pleuro-péritonéale externe* (interannexielle) devait être choisi, car il permet d'établir les homologies avec les mêmes parties chez le lapin; si ce choix nous a amené à appeler *cœlome*, chez le cochon d'Inde, un espace qui n'est que secondairement revêtu de mésoderme, cette circonstance n'était pas pour nous faire hésiter, car elle nous a paru une piquante conséquence de la rigueur des homologies, et son caractère paradoxal répond bien aux traits exagérés de l'inversion chez le cochon d'Inde.

Enfin le second et dernier mémoire de Selenka est cette fois une étude complète de l'inversion dans toute la série des rongeurs accessibles aux embryologistes [1]. Il reprend l'étude de la souris (mus musculus), la complète par celle du rat ou surmulot (mus decumanus) et du mulot (mus sylvaticus); il complète celle du campagnol (arvicola arvalis); et enfin il fait l'histoire complète de l'œuf du cochon d'Inde, comblant les lacunes laissées par ses prédécesseurs, dont il laisse bien loin derrière lui les tentatives, de sorte que l'histoire de ce rongeur s'ouvre et se clôt par deux œuvres magistrales, celle de Bischoff d'une part, d'autre part celle de Selenka. Pour montrer la concordance parfaite entre les résultats des deux auteurs, nous rappelons que nous avons reproduit ci-dessus (fig. XLIX) le dessin donné par Bischoff d'un œuf au septième jour,

1. Emil Selenka, *Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere.* Wiesbaden, 1884.

et que, malgré son apparence énigmatique, nous avons insisté sur son exactitude : c'est pourquoi nous reproduisons ci-contre (fig. LXV, en A) le dessin, d'après Selenka, d'un œuf au septième jour; il est cette fois vu en coupe; les deux figures (celle de Bischoff et celle de Selenka) occupent une situation inverse, sont renversées l'une par rapport à l'autre; mais il n'en est pas moins facile de voir leur concordance. De plus nous mettons sur cette figure réelle de Selenka les mêmes lettres de renvoi que sur nos schémas des figures LVI et LVII, de sorte qu'il sera facile de reconnaître un œuf correspondant au stade H_1 (fig. LVII), avec cette différence qu'ici l'œuf est très peu allongé en cylindre, et que

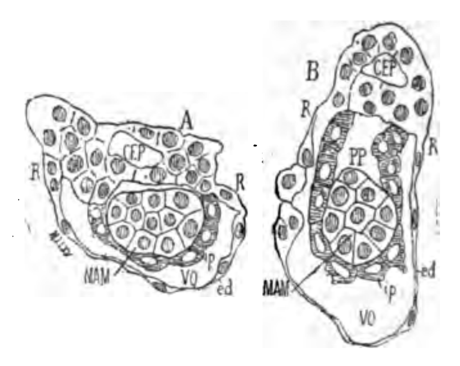


Fig. LXV. (Selenka, 1884, pl. XI, fig. 6 et 7.) — Deux œufs de cochon d'Inde à l'âge de sept jours. — Pour permettre la comparaison entre ces figures réelles et les schémas des figures LVI et LVII, où l'ectoderme est en noir, et l'entoderme en clair, nous avons ici ombré les noyaux de toutes les parties ectodermiques. — CEP, cavité ectoplacentaire; — R, zone résiduelle; — PP, cavité pleuro-péritonéale; MAM, masse amniotique; — *ip*, entoderme proximal; — *ed*, ectoderme distal; — VO, cavité de la vésicule blastodermique.

l'ectoderme distal n'est pas encore complètement atrophié; c'est qu'il paraît y avoir certaines variétés individuelles dans ces détails secondaires de forme plus ou moins rapidement modifiée, et d'atrophie plus ou moins rapide des parties destinées à disparaître. Pour montrer ces variations, nous reproduisons, toujours d'après Selenka (fig. LXV en B), un autre œuf du même âge, qui cette fois correspond bien au schéma en question.

Selenka montre que chez le cochon d'Inde le sac entodermique est incomplet (*op. cit.*, p. 72), c'est-à-dire qu'il ne se produit pas d'entoderme distal (voy. fig. LVI). Hensen (*op. cit.*, 1876, page 398) avait insisté sur l'absence de vésicule ombilicale chez cet animal; on voit qu'il aurait dû dire que les parois de cette vésicule

sont incomplètes, et que du reste toute sa partie externe disparaît bientôt, l'entoderme proximal persistant seul. Selenka emploie pour les diverses parties de l'œuf du cochon d'Inde les mêmes dénominations que pour la souris.

Depuis ce dernier mémoire de Selenka il n'a paru, à notre connaissance, que quelques rares notes sur l'inversion des rongeurs elles n'ont fait que confirmer les conclusions de Selenka, en montrant que les choses se passent exactement de même chez les rongeurs qui n'avaient pu être étudier par lui.

Un embryologiste américain, J. Ryder, a décrit, en 1887, les premiers stades de l'embryon de l'*Hesperomys*, rongeur américain myomorphe, et a donné le dessin d'une cavité ectodermique sur le point de se diviser en cavités amniotique et ectoplacentaire; l'ectoderme distal ne serait pas doublé d'un feuillet entodermique distal [1]. Il donne de plus une bonne étude de la manière dont se comporte la muqueuse utérine pour produire l'encapsulement de l'œuf. Nous pourrons y revenir en étudiant le placenta et la caduque. En 1888, Biehringer, d'Erlangen a étudié l'inversion des feuillets chez l'*Arvicola amphibius* [2]. Il a retrouvé purement et simplement les dispositions décrites par Kupffer et Selenka.

Pour terminer cet historique, qu'il nous soit permis de dire que, dans nos études sur le placenta du lapin, nous avons apporté une dernière contribution à cette série de recherches sur l'inversion des feuillets, puisque nous avons démontré que le lapin présente à certains égards cette inversion, quant à ce qui est de la vésicule ombilicale; seulement cette inversion n'est achevée que très tardivement. Il ne diffère des autres rongeurs que par la non-existence d'une cavité ectoplacentaire, son ectoplacenta apparaissant et restant à l'état de lame simple. Mais on peut expliquer cette différence en tenant compte des conditions dans lesquelles se développe, dans la cavité utérine, l'œuf du lapin comparativement à celui des autres rongeurs, et par suite concevoir une série complète de formes de transition entre les types blastodermiques de ces animaux. C'est ce que nous allons faire en étudiant les *causes de l'inversion*.

1. John A. Ryder, *The inversion of the germinal layers im Hesperomys* (*The american Naturalist*. Philadelphia, 1887, vol. XXI, p. 863).

2. Joachim Biehringer, *Ueber die Umkehrung der Keimblatter bei der Scheermaus* (*Arvicola amphibius*) (*Arch. f. Anat. u. Physiol. — Anatomische Abtheil.* 1888, p. 279).

D. — *Causes de l'inversion.*

Sous ce titre nous allons examiner les conditions mécaniques qui ont pu déterminer la disposition si caractéristique des feuillets blastodermiques des rongeurs. Mais il doit être bien entendu que nous n'entendons pas déterminer des causes qui, actuellement, sur tel rongeur en formation, amèneraient la disposition en question, mais bien des causes qui ont pu, en agissant sur la série ancestrale des rongeurs, amener leur œuf à prendre peu à peu une forme et un mode de constitution, qui actuellement se produisent indépendamment de ces causes, ou se produisent à un degré qui n'est pas en proportion avec les causes déterminantes actuelles. C'est en un mot un mécanisme phylogénétique et non ontogénétique que nous examinerons. Ainsi il ne répugne nullement d'admettre que l'apparition de l'amnios a eu pour mécanisme initial le poids de l'embryon, qui déprime la surface de l'œuf, et s'y enfonce en une poche dont les bords se rapprochent et se soudent; mais c'est un mécanisme phylogénétique; il n'est pas permis de dire qu'actuellement ce soit un mécanisme semblable qui intervienne, car chez la plupart des mammifères l'amnios commence à se dessiner alors que l'embryon a un poids insignifiant, et souvent même avant que l'embryon ait apparu. La cause ontogénétique ou actuelle est tout simplement l'hérédité, qui reproduit les processus ancestraux avec anticipation de tel élément du processus sur les autres. C'est ce que Ed. Van Beneden a très heureusement exprimé dans les lignes suivantes : « Dans notre opinion, la cause déterminante de la formation de l'enveloppe amniotique réside dans la descente de l'embryon, déterminée elle-même par le poids du corps. C'est par une accélération du développement que la cavité amniotique en est venue à se former quand l'embryon ne possède encore qu'un poids insignifiant, quand il est encore une simple lamelle didermique, avant que le mésoblaste soit constitué. La précocité de la descente de l'embryon a fini par affecter l'apparence d'une simple invagination du blastocyste [1]... »

Or la disposition spéciale des feuillets des rongeurs consiste non

1. E. V. Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères* (*Archives de Biologie*, 1884, tome V, p. 435).

seulement en l'apparition précoce de l'amnios, laquelle serait déjà expliquée par les lignes qui précèdent, mais encore dans ce fait que cette cavité apparaît à l'état dit de *cavité ectodermique*, se subdivisant bientôt en *cavité ectoplacentaire* et *cavité amniotique* proprement dite. C'est là le point difficile à expliquer.

Comme une explication mécanique phylogénétique consiste à montrer comment et sous quelles influences une disposition commune, ordinaire et considérée comme primitive, s'est transformée en la disposition spéciale qu'il faut expliquer, et comme l'œuf du lapin, quant à la formation de l'amnios, rentre dans la morphologie générale des amniotiques, se forme à peu près comme chez l'oiseau [1], nous pouvons prendre l'œuf du lapin comme point de départ. C'est-à-dire que nous rechercherons dans quelles conditions et sous quelles influences l'œuf de la lapine a pu se modifier de manière à devenir œuf de campagnol, rat, souris ou cochon d'Inde; comment, en un mot, le développement primitif et simple de son amnios est arrivé à passer par les détours compliqués de cavité ectodermique se divisant en cavité ectoplacentaire et en cavité amniotique définitive.

D'autre part, comme l'examen de l'inversion des feuillets chez les rongeurs n'est pour nous qu'une étude préparatoire pour celle que nous devons faire de leur placenta, le lecteur pourrait se demander pourquoi, après avoir déjà tant insisté sur cette inversion, nous allons encore nous attarder à en rechercher les causes et le mécanisme. Or nous allons voir que précisément l'inversion des feuillets (en tant que production d'une cavité ectodermique d'où dérive secondairement l'amnios) a pour cause les conditions qui modifient la manière d'être des lames ectoplacentaires primitives, et amènent l'ectoplacenta à inaugurer sa formation non par de simples lames ectodermiques, comme chez le lapin, mais par une cavité ectodermique, puis un sac ectoplacentaire. De tout ce que nous avions à dire sur l'inversion, c'est donc ce qui nous reste encore à voir qui est pour nous la question principale.

1. Nous n'avons pas en effet à tenir compte en ce moment de la disposition temporaire de la partie antérieure de l'amnios de lapin, disposition que Van Beneden et Julin ont découverte et si bien étudiée sous le nom de *proamnios*, d'autant que chez le poulet lui-même une disposition analogue se retrouve. Elle s'y retrouve même plus accentuée en certain point, puisque la partie la plus antérieure du capuchon céphalique à son début n'est formée que par un repli ectodermique. On trouvera l'étude complète de cette question dans notre *Atlas d'embryologie* (Paris, 1889), et, pour le détail en question, notamment dans la figure 235 de la planche XV.

Avant d'aborder ce problème, nous devons dire que d'autres auteurs s'en sont déjà préoccupés. Comme ils n'ont pas examiné la question au même point de vue que nous, c'est-à-dire avec le placenta pour objectif, nous nous attarderons aussi peu que possible à reproduire leurs théories. Un seul cependant, Van Beneden, a pris un point de départ très voisin du nôtre (le mode de fixation de l'œuf à l'utérus par le *fer à cheval placentaire*, dans lequel il s'en est fallu de bien peu, comme nous l'avons dit, qu'il ne découvrît avant nous la véritable origine du placenta), et est arrivé à une explication identique à celle que nous allons proposer, mais sans déterminer les causes (mode d'encapsulement de l'œuf) qui amènent le processus décrit. Quant à ce processus, sauf quelques détails, nous nous empressons de reconnaître que notre théorie n'est qu'un exposé plus explicite de celle de Van Beneden [1]. Et comme les droits de priorité sont peut-être plus sacrés lorsqu'il s'agit d'hypothèses que de faits, nous reproduisons immédiatement les quelques pages que cet auteur consacre à la question.

C'est à la suite, et comme conclusion de ses études sur le proamnios du lapin, que Van Beneden est amené à parler de l'inversion des feuillets. Nous supposons connus du lecteur les faits, aujourd'hui classiques, que Van Beneden a découverts relativement à ce proamnios.

Après avoir rappelé comment l'embryon commence à déprimer l'œuf et à descendre dans la cavité amniotique, au moment où commence à se produire le dédoublement du mésoblaste (voy. notre figure XIX), « si nous supposons, dit Van Beneden, que le mouvement de descente de l'embryon débute à une époque plus reculée du développement, au moment où la tache embryonnaire est encore didermique dans toute son étendue, il est clair que la cavité amniotique serait elle-même plus précoce et que sa paroi serait formée par l'épiblaste uni à l'hypoblaste. Pour que ce mouvement puisse se produire, il faut que le blastoderme soit fixé autour de l'embryon, et pour cela il faut que le fer à cheval épiblastique apparaisse beaucoup plus tôt qu'il ne le fait en réalité chez le lapin. Rien n'empêche de supposer que la fermeture de l'orifice amniotique s'accomplisse rapidement. Il en résulterait que l'embryon se développerait dans une portion invaginée du blastocyste, constituée

1. Ed. Van Beneden et Ch. Julin, *Rech. sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères* (lapin et chéiroptères), 1884, p. 422.

à la façon du proamnios du lapin par l'épiblaste en dedans, par l'hypoblaste en dehors. On voit que les feuillets occuperaient les uns relativement aux autres une position inverse de celle qu'ils présentent dans la portion non invaginée du blastocyste, et que nous aurions dans ce cas un renversement des feuillets chez l'embryon. En fait ce renversement existe dans le proamnios du lapin... et nous permet de supposer que le renversement apparent des feuillets chez les autres rongeurs a sa cause dans la précocité du mouvement de descente de l'embryon dans la cavité blastodermique, ou, ce qui revient au même, dans la formation et la fermeture prématurées de la cavité amniotique primitivement délimitée de toutes parts par un proamnios.... Mais il reste à trouver quelle est chez ces rongeurs la signification de cette masse cellulaire épiblastique, qui, d'après les observations concordantes de Kupffer et de Selenka, intervient dans la fixation de l'œuf à la paroi utérine et qui a été désignée sous le nom de *suspenseur* (en allemand Träger [1]). A notre avis le suspenseur, malgré les formes diverses qu'il affecte, est homologue au fer à cheval épiblastique par lequel se fait chez le lapin la fixation du blastocyste à la muqueuse de l'utérus. Si l'on suppose en effet, qu'après la descente de l'embryon, l'épaississement de l'épiblaste formé d'abord dans les limites du fer à cheval placentaire gagne progressivement de dehors en dedans et bourgeonne dans une direction centripète, de façon à constituer, la descente de l'embryon ayant déjà eu lieu, la voûte de la cavité amniotique, on aura réalisé un suspenseur fort étendu en surface, mais au fond identique à celui des mammifères à feuillets renversés. Cette plaque épiblastique fermera supérieurement l'orifice amniotique. Si l'on suppose en même temps que la descente de l'embryon soit précoce, d'où résultera la formation d'un proamnios sur tout le pourtour de l'embryon, il est clair que l'allantoïde ne pourra venir plus tard se fixer à la région centro-placentaire, c'est-à-dire au suspenseur, qu'à la condition de refouler devant elle la séreuse de von Baër. C'est cette supposition qui se trouve réalisée chez la souris. La subdivision de la cavité amniotique primitive délimitée par un proamnios, dans lequel se trouve intercalé l'amnios, en deux cavités auxquelles Selenka donne les noms de cavité amniotique vraie et de

1. Le *Träger* (suspenseur) de Selenka est la lame externe ou supérieure de la cavité ectoplacentaire, ou toit de cette cavité, ou cône ectoplacentaire (T, fig L; CC et LE, fig LI, LIV, LVII).

cavité amniotique fausse, ces cavités étant en communication l'une avec l'autre au moyen d'une cavité ou d'un canal interamniotique, cette subdivision, disons-nous, a sa raison d'être dans le refoulement de la séreuse de von Baër par l'allantoïde, dans sa marche vers le suspenseur. Les modifications extrêmes que présente le cochon d'Inde se ramènent très facilement au schéma réalisé chez la souris. »

a. Conditions utérines comparées chez le lapin et chez les rongeurs à inversion. — Chez le lapin l'œuf se développe dans une large cavité utérine, la muqueuse ne subissant d'hypertrophie que dans les deux régions cotylédonaires; l'œuf conserve sa forme sphérique, et se dilate dès le début en une large vésicule pleine de liquide (voy. planche I, fig. 1).

Au contraire, chez le campagnol, le rat, la souris, le cochon d'Inde, la muqueuse, au niveau du point où s'arrête un œuf, subit une hypertrophie totale qui oblitère complètement sa lumière. Nous étudierons plus tard ce processus dans tous ses détails. Qu'il nous suffise pour le moment de dire que le point de la cavité où s'est arrêté l'œuf se réduit bientôt à n'être plus qu'une sorte de tube long et étroit, disposé perpendiculairement à l'axe de la corne utérine; c'est ce qui a fait croire à plusieurs auteurs, depuis Bischoff, que l'œuf du cochon d'Inde allait se loger dans une des glandes tubulaires de l'utérus et s'y développait.

L'œuf est donc obligé, de par cet encapsulement particulier, de prendre une forme semblable à celle de la cavité qui le contient. Il ne peut se dilater et devenir sphérique; il reste petit et s'allonge en un mince cylindre. De là l'ovo-cylindre connu depuis Bischoff. Supposons qu'un œuf de lapine se trouve dans les mêmes conditions; nous allons voir que, son développement s'accomplissant comme il se fait d'ordinaire, avec cependant les anticipations et retards divers sur lesquels nous nous sommes déjà souvent expliqués, il arrivera par le simple fait de la forme cylindrique allongée qui lui est imposée, il arrivera peu à peu à prendre les dispositions caractéristiques des rongeurs à inversion.

b. Conséquences de ces conditions. — On peut supposer que tout d'abord, dans les premiers stades phylogénétiques, l'œuf du lapin sera peu modifié, ses changements portant presque uniquement sur

la forme et non sur les rapports des parties. Il ressemblera alors en apparence à un ovo-cylindre de rongeur inversé, mais n'en aura pas réellement la morphologie complexe. C'est ce que représentent les schémas de la figure LXVI.

Évidemment le résultat le plus inévitable de la compression latérale et de l'allongement de l'œuf sera d'amener les deux lames ectoplacentaires à se rapprocher l'une de l'autre et à se souder. Mais si ce rapprochement ne se fait pas dès le début, la constitution de l'œuf n'en sera pas modifiée. En A (fig. LXVI) nous voyons un

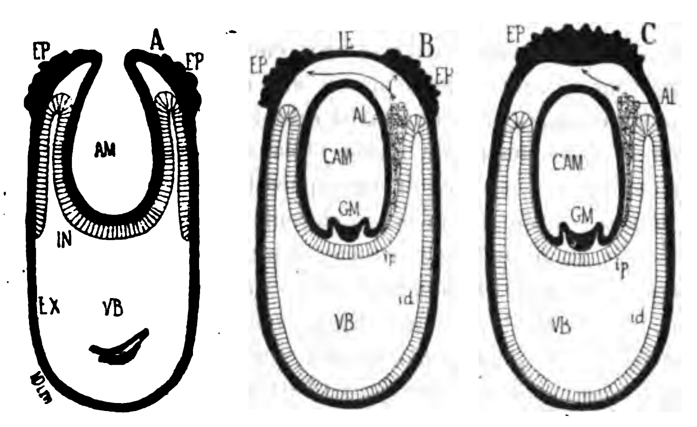


Fig. LXVI. — Premier stade phylogénétique de l'œuf de lapine se transformant en œuf de rongeur à inversion.
EP, lame ectoplacentaire; — AM, CAM, amnios, sa cavité; — VB, cavité de la vésicule blastodermique ou vésicule ombilicale primitive (marquée indifféremment VB ou VO dans les figures précédentes). — Pour les modifications morphologiques, voir le texte.

œuf de lapine, devenu cylindrique par compression latérale, former son amnios (AM) alors que les deux lames ectoplacentaires (EP, EP) sont encore bien séparées. Ce schéma, sauf la forme cylindrique, est bien celui d'un œuf de lapine du sixième au septième jour (ci-dessus, figures XVI à XIX). Dans les présentes figures, pour plus de simplicité, nous ne représenterons pas, sauf l'allantoïde, les productions mésodermiques, dont nous pouvons nous passer sans méconnaître les homologies, comme nous l'a prouvé l'étude du cochon d'Inde. En B, nous voyons la cavité amniotique fermée; les deux lames ectoplacentaires sont toujours séparées; entre elles est la lame inter-ectoplacentaire (IE) : c'est, sauf la forme, un schéma non modifié de l'œuf de lapine du dixième au onzième jour (ci-dessus, figures XX et XXI). Si les deux lames ectoplacentaires se soudent seulement à ce moment (schéma C, fig. LXVI), l'œuf sera

modifié en ce sens que la lame inter-ectoplacentaire aura disparu, et que l'ectoplacenta ne formera plus qu'une masse unique (EP); le placenta ne se présentera donc pas, comme chez le lapin, en deux masses séparées par un sillon profond; il sera discoïde d'une seule pièce; mais cette modification n'aura entraîné aucun changement dans la constitution des parties profondes de l'œuf, car l'allantoïde aura pu venir à la face profonde de la formation ectoplacentaire et y apporter les vaisseaux fœtaux, que cette formation soit composée de deux lames séparées (en B, voir la double flèche) ou d'une seule masse (en C, voir la flèche unique). Et la lame ectoplacentaire unique du schéma C n'est pas encore comparable, malgré les apparences, à un suspenseur, car elle ne représente pas ici le toit ou lame supérieure d'une cavité ectoplacentaire.

Mais le changement de forme et la compression latérale de l'œuf ont dû amener bientôt un rapprochement et une soudure plus précoces des deux lames ectoplacentaires. Si ces deux lames, qui chez le lapin sont déjà formées avant l'apparition de l'amnios (ci-dessus, fig. XVII et même fig. XVI), arrivent dans ces nouvelles conditions à se souder en une lame unique avant la première indication de l'amnios, une transformation complète de la morphologie intime de l'œuf va en résulter (fig. LXVII). En effet, par le fait même de cette fusion précoce, la formation ectoplacentaire (EP, schéma A) ainsi constituée renferme virtuellement en elle d'une part les lames ectoplacentaires primitives et d'autre part la portion d'ectoderme qui doit donner naissance à l'amnios (comparer avec le schéma A de la figure LXVI). Il faudra que cet ectoderme amniotique (et embryonnaire) se sépare de l'ectoderme ectoplacentaire dans lequel il a été englobé, et par la couche inférieure duquel il est virtuellement représenté. Cette séparation ne pourra se faire que par un clivage (schéma B, fig. LXVII), qui donnera naissance à une cavité (CE) creusée en plein ectoderme; c'est la première apparition de la *cavité ectodermique* des rongeurs à inversion (voir les figures L à LIV), et dès ce moment le développement de cet œuf hypothétique de lapine va obéir à la même morphologie que l'œuf de ces rongeurs. En effet la cavité ectodermique se développera et s'agrandira comme le fait normalement l'amnios (comparer avec la fig. LXVI), car elle peut être considérée comme un amnios provisoire, sur le plancher duquel l'embryon (GM, gouttière médullaire, fig. LXVI et LXVII) apparaîtra plus ou moins tardivement. Mais dès

que l'allantoïde se formera, et tendra à se diriger vers la lame ectoplacentaire, les particularités de cette cavité ectodermique deviendront évidentes, et marqueront la nécessité pour elle de se subdiviser en une cavité amniotique proprement dite et une cavité ectoplacentaire.

En effet, considérons (schéma C, fig. LXVII) les conditions dans lesquelles se trouve l'allantoïde, lorsqu'elle se dirige en haut, vers la région ectoplacentaire. Autant elle pouvait l'aborder facilement dans les schémas B et C de la fig. LXVI (voir les flèches), autant l'accès lui en est impossible ici. Elle ne pourra aller atteindre tout

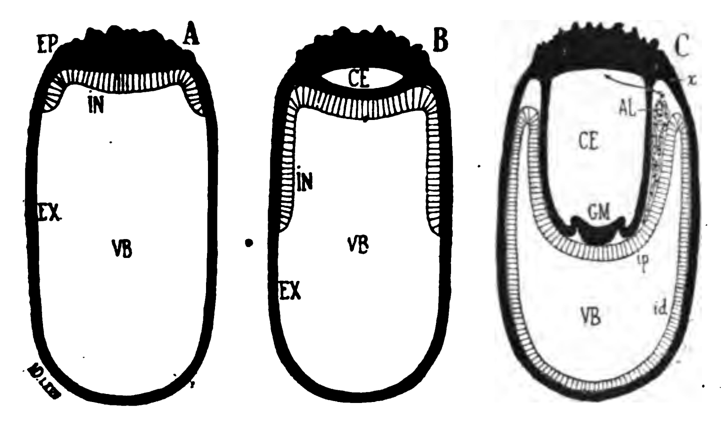


Fig. LXVII. — Deuxième stade phylogénétique de l'œuf de lapine se transformant en œuf de rongeur à inversion.
CE, cavité ectodermique (amnios provisoire). — Voir le texte pour l'explication des modifications morphologiques.

au plus que l'un de ses bords (en x), et non sa face inférieure. Pour arriver sans détour à celle-ci, il faudrait qu'elle perce la lame latérale de la cavité ectodermique et fasse irruption dans cette cavité, comme le montre la flèche marquée sur le schéma en question. Mais elle peut aussi y arriver par un détour, par un refoulement de cette lame latérale, et nous savons combien ces processus de refoulement, d'invagination, sont communs en embryologie.

La figure LXVIII, dans ses schémas D et E, nous montre comment on peut concevoir *a priori* ce refoulement. Il serait unilatéral, intéressant seulement la région qui correspond à l'allantoïde, c'est-à-dire la région postérieure de l'œuf (de l'embryon); cette partie de la lame latérale ferait saillie dans la cavité ectodermique (schéma D), se rapprocherait peu à peu de la partie opposée, déterminant ainsi la présence d'un étranglement, qui subdivise (schéma E) la

cavité ectodermique primitive, ou amnios provisoire, en un amnios définitif (CAM) et une cavité ectoplacentaire (CEP); cet étranglement, canal ou ombilic inter-amnio-placentaire, serait excentrique, rejeté sur l'un des côtés, ou, pour mieux dire, sur l'une des extrémités, l'extrémité antérieure de l'embryon (à l'opposé du placenta). Alors l'allantoïde n'aurait qu'à achever de bas en haut le refoulement (voir la ligne pointillée du schéma E), à amener la lame ecto-placentaire inférieure au contact de la supérieure, pour, après

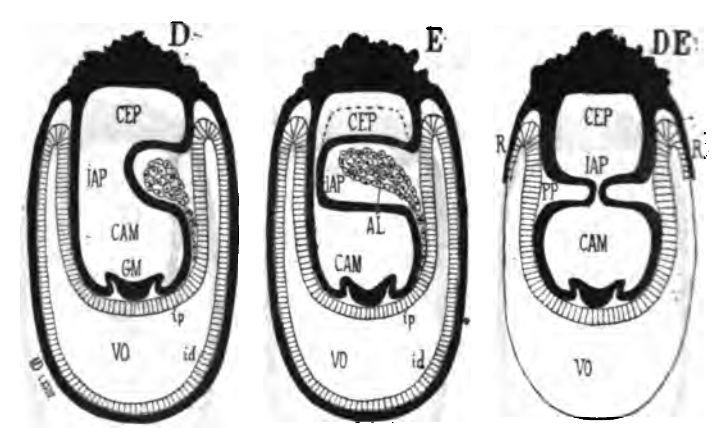


Fig. LXVIII. — Suite et fin du deuxième stade phylogénétique de la transformation de l'œuf de la lapine en œuf à inversion.
D et E, schéma du mode hypothétique de refoulement de la paroi latérale de la cavité ectodermique par l'allantoïde. — DE, schéma du mode réel de dédoublement de la cavité ectodermique en amnios proprement dit ou définitif (CAM) et cavité ectoplacentaire (CEP); IAP, canal inter-amnio-placentaire.

accolement et fusion de ces deux lames, pouvoir faire pénétrer ses vaisseaux dans l'ensemble de la formation ectoplacentaire.

Or, ces divers processus, résultant simplement de la fusion précoce des premiers rudiments des lames ectoplacentaires du lapin, ces divers processus sont exactement ceux qui caractérisent les œufs des rongeurs à inversion. Une seule différence se présente, c'est que l'étranglement inter-amnio-placentaire, au lieu d'être excentrique et asymétrique, est arrivé à se faire plus ou moins bilatéralement, et à occuper une position à peu près médiane, comme le montre le schéma DE. De plus cet étranglement se fait, par exemple chez le cochon d'Inde, avant même l'apparition de l'allantoïde ; il y a ici simplement anticipation, comme lorsque l'amnios se produit avant l'apparition de l'embryon ; ce qui, phylogénétiquement, a été cause d'un phénomène et l'a précédé, peut, ontogénétiquement,

n'arriver qu'après ce phénomène qui dès lors se produit indépendamment de toute cause actuelle.

On peut se demander si un œuf de lapine, devenu cylindrique et comprimé latéralement, ne pourrait pas, par d'autres processus que celui que nous venons d'analyser, arriver à prendre ces caractères de l'œuf inversé. Il est évident qu'on peut, puisqu'il s'agit d'hypothèses, combiner des schémas divers. Ainsi on peut supposer que l'amnios se formera par une invagination qui entraîne les deux plaques ectoplacentaires (schéma A, fig. LXIX), restées jusque-là indépendantes; puis que ces plaques se soudent par celle de leurs extrémités placée au niveau de l'ouverture de l'invagination

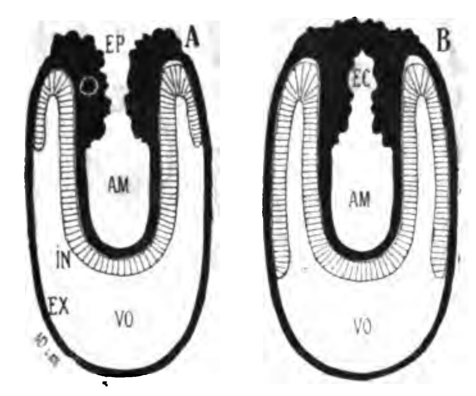


Fig. LXIX. — Autre schéma de la formation phylogénétique de l'œuf à inversion. Les lames ectoplacentaires (EP) sont supposées avoir été primitivement entraînées dans l'invagination amniotique (schéma A), dont elles ferment l'ouverture par leur soudure consécutive (schéma B).

(fig. LXIX, en B). Ainsi se circonscrit une cavité dont l'étage inférieur est amniotique et l'étage supérieur ectoplacentaire; c'est la cavité ectodermique, mais avec indication de deux portions originellement distinctes qui vont se séparer de nouveau. En effet les lames placentaires, pour revenir à leur fonction, qui est d'établir les rapports entre l'œuf et l'utérus, vont chercher à sortir de l'invagination dans laquelle elles ont été entraînées; pour cela elles se souderont par leur extrémité inférieure (fig. LXX, en C), délimitant ainsi leur cavité de celle de l'amnios. Puis la séparation n'aura plus qu'à s'achever, comme le montre finalement le schéma D (fig. LXX). Cette conception semble se rapprocher à certains égards de celle si nettement exprimée par Van Beneden et Julin; elle peut paraître séduisante parce qu'elle ne fait pas intervenir l'allantoïde, et les

schémas qui l'expriment se rapprochent tellement des faits réels qu'on observe chez le cochon d'Inde, qu'on ne pourrait s'empêcher de l'adopter s'il ne s'agissait que d'expliquer la seule inversion du cochon d'Inde. Mais l'inversion du cochon d'Inde n'est évidemment pas primitive; elle dérive de celle du campagnol, du rat, de la souris, et pour ces derniers rongeurs les schémas LXIX et LXX sont moins satisfaisants que ceux des figures LXVI à LXVIII, en ce qu'ils ne reproduisent pas ces phénomènes de clivage ou de délami-

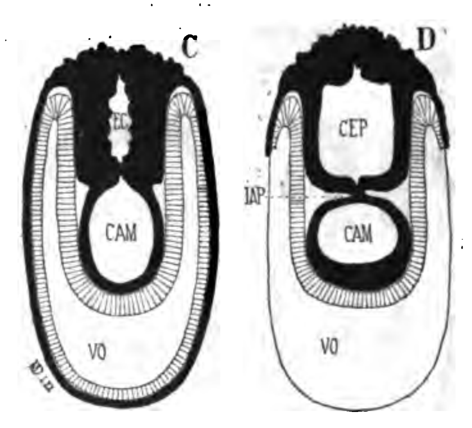


Fig. LXX. — Suite des schémas de la figure précédente.
Les lames ectoplacentaires tendent à sortir de l'invagination amniotique dans laquelle elles ont été entraînées; à cet effet elle se soudent par leur partie inférieure (schéma C), puis s'isolent de l'amnios (schéma D). — IAP, cordon inter-amnio-placentaire.

nation si communs en embryologie et qui sont le processus évident de la formation de la cavité ectodermique.

Qu'il nous soit permis, pour justifier notre choix, de montrer que des processus de clivage semblables, pour la production d'un amnios provisoire, se rencontrent ailleurs que chez les rongeurs. Dans une très belle étude qu'il vient de publier sur le hérisson, W. Hubrecht[1] nous fait connaître chez cet insectivore des processus qui ont la plus grande analogie avec ceux que nous venons de supposer dans l'évolution phylogénétique des rongeurs. Du reste nous aurons ultérieurement à établir de nombreuses comparaisons entre nos résultats et ceux obtenus par Hubrecht, puisque cet auteur a découvert que tout l'ectoderme de l'œuf du hérisson présente des épais-

1. Hubrecht (A. A. W.), *The Placentation of Erinaceus Europæus with Remarks on the Phylogeny of the Placenta* (*Quarterly Journal of microscopical Science*, déc. 1889, vol. XXX, p. 284).

sissements irréguliers, creusés de lacunes dans lesquelles vient se déverser le sang maternel, de sorte qu'il y a là une vaste lame ectoplacentaire formée sur toute la surface de l'œuf; c'est ce que Hubrecht appelle le *trophoblaste*[1]. Or, chez le hérisson, l'œuf, à l'état de vésicule blastodermique simple, présente une disposition qui rappelle celles des rongeurs, en ce sens que, au niveau du pôle germinatif, l'ectoderme est fortement épaissi (fig. LXXI, en A), et cet épaississement, que Hubrecht appelle *renflement polaire* (polar

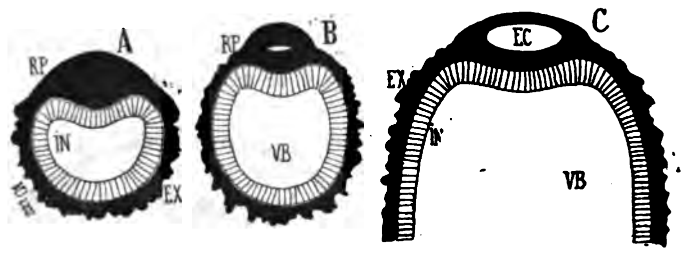


Fig. LXXI. Premiers stades de la formation de l'amnios chez le hérisson, d'après Hubrecht. A, le blastocyste montre en RP le *renflement polaire* de Hubrecht. — B, dans ce renflement ectodermique apparaît une cavité. — C, cette cavité a les caractères de la cavité ectodermique (EC) de l'œuf des rongeurs à inversion.

knob), renferme à la fois l'ectoderme embryonnaire et l'ectoderme du trophoblaste correspondant (lames ectoplacentaires). Mais ce renflement se clive bientôt (fig. LXXI, en B), et dans son épaisseur apparaît une cavité (EC, schéma C de la fig. LXXI), qui est évidemment l'homologue de la cavité ectodermique des rongeurs à inversion : l'ectoderme qui forme le plancher de cette cavité donnera naissance à la gouttière médullaire (figure LXXII), et par suite la cavité ectodermique en question est ici encore non une cavité amnio-

1. Hubrecht (*op. cit.*, p. 298) : « J'appelle *trophoblaste* l'épiblaste du blastocyste, vu son rôle dans les échanges nutritifs de l'œuf, vu son contact immédiat avec les tissus maternels, avec le sang maternel, avec les produits secrétés par la mère. L'épiblaste de l'aire germinative (épiblaste formatif) et celui qui prend part à la formation de l'ammios ne font par conséquent pas partie du trophoblaste.... Plus tard il faut distinguer dans le trophoblaste une portion où arrive la circulation vitelline, et que j'appelle trophoblaste omphaloïdien, et une portion que j'appelle trophoblaste allantoïdien... » (Page 310.) « Dans les lacunes du trophoblaste circule le sang maternel, et la question à résoudre n'est donc plus comment se comportent les vaisseaux allantoïdiens et vitellins pour arriver aux tissus maternels vasculaires, mais bien comment le trophoblaste s'unit aux tissus maternels, et comment se modifient les tissus maternels pour produire ce résultat paradoxal que le sang de la mère circule libre ment dans des lacunes creusées en pleines formations fœtales. » On voit combien sont confirmés et généralisés nos résultats sur les lacunes sanguimaternelles des lames ectoplacentaires. Ce ne sont plus seulement les rongeurs, ce sont les insectivores, et demain ce sera encore les carnassiers, etc., qui permettront de vérifier nos premières indications.

tique, mais un amnios provisoire, car, telles que les choses sont disposées ici, elles ne permettraient pas à l'allantoïde, pas plus ici que chez les rongeurs au stade de cavité ectodermique, d'aller atteindre la surface de la partie correspondante de l'œuf. Il faut donc que la cavité amniotique définitive s'isole de cette cavité ectodermique primitive. Or, et c'est là le point que nous avons en vue, cet isolement se fait d'une manière imprévue, qui est comme une nouvelle variation du thème dont nous avons vu déjà diverses réalisations chez les rongeurs. Voici comment l'auteur décrit ce processus, qu'on pourra suivre sur la figure LXXII. « Les bords de l'épiblaste embryonnaire (plancher de la cavité ectodermique) sont

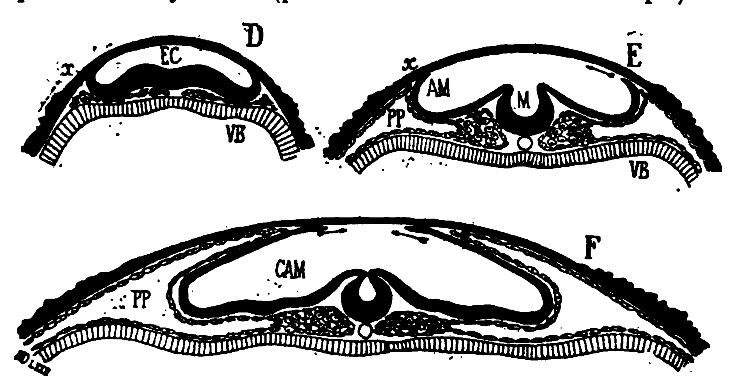


Fig. LXXII. — Suite de la formation de l'amnios chez le hérisson d'après Hubrecht. D, les bords du disque épiblastique embryonnaire sont encore soudés à l'épiblaste périphérique; — E, ils s'en détachent et se replient en dedans, en même temps que le feuillet somatique du mésoderme; — F, ils sont près de se rejoindre (voir les flèches) et de délimiter ainsi la cavité amniotique définitive.

attachés à l'épiblaste périphérique (en x, schéma D, de la fig. LXXII) et se continuent avec lui, par suite du clivage sus-indiqué. Pour la formation de l'amnios cette continuité disparaît et les bords du disque épiblastique deviennent libres en x, schéma E. Or en même temps est apparu le feuillet moyen, et lorsque sa lame externe ou somatique est devenue bien distincte, elle s'applique à la face inférieure des bords de ce disque épiblastique, et le repousse en haut et en dedans. Ainsi se produit un pli amniotique qui n'est pas double, comme dans le type classique de la formation de l'amnios, mais formé par une simple lame épiblastique qui marche de dehors en dedans, accompagnée par la lame mésodermique somatique, qui, elle, est double comme d'ordinaire (fig. LXXII, schémas E et F). Finalement il se forme un ombilic amniotique, et lorsque la sou-

dure est complète (nous n'avons pas jugé nécessaire de figurer ce dernier stade qui se comprend par son simple énoncé) et que l'amnios est devenu un sac fermé de toutes parts, ces parties reproduisent les dispositions classiques connues pour les autres amniotes. » (*Op. cit.*, pages 289-290.) Ce processus, en apparence étrange, est une reproduction de celui qui, chez l'amphioxus, amène la formation du canal médullaire, lequel s'isole de l'ectoderme sous forme de lames, qui, d'abord étalées à la face profonde de l'ectoderme, se recourbent ensuite en gouttière et se ferment finalement en canal.

Nous avons dit que nous ne donnerions que de très brèves indications sur les autres théories proposées pour expliquer le mécanisme de l'inversion. Ces autres théories sont celles de Heape et de Selenka.

Heape [1] aurait constaté que dans l'œuf de la taupe il se détache de l'ectoderme des cellules amœboïdes, qui, accumulées au niveau de la région germinative, entre la couche de recouvrement (couche de Rauber) et l'ectoderme définitif ou formatif, repousseraient ce dernier en l'invaginant vers l'intérieur de l'œuf; mais bientôt cet ectoderme s'étalerait de nouveau et le développement des feuillets se poursuivrait sans présenter plus rien d'anormal. Cette invagination bientôt effacée, Heape l'appelle *inversion temporaire*, et la considère comme une forme de transition reliant le type classique au type à inversion. Selenka attribue l'inversion à un développement exagéré des cellules ectodermiques de la région germinative de l'œuf. « Si, dit-il (*op. cit.*, 1884), on tient compte de ce que l'œuf de ces rongeurs est encore très petit et très peu avancé dans son développement quand il se fixe à l'utérus, de ce que à ce moment l'hypergastrulation n'est pas encore achevée, c'est-à-dire que la base de l'œuf est encore constituée par des cellules ectodermiques formatives, ou, en d'autres termes, le blastopore (au sens d'Ed. V. Beneden) n'est pas encore recouvert par la couche de Rauber, il est très naturel de supposer que ces cellules ectodermiques, abondamment nourries par le produit des glandes utérines accumulé dans la lumière du canal utérin, présenteront un développement rapide et repousseront les autres cellules ectodermiques formatives

1. Heape, *The development of the mole (talpa europæa); the formation of the germinal layers, medullary groove and notochord* (*Quarterly Journal of microscopical Science*, 1883, vol. XXXIII).

vers l'intérieur de l'œuf, produisant ainsi l'inversion des feuillets. » Dans tout le reste de sa théorie, dont ce passage n'est qu'un fragment, il ne se préoccupe pas de comparer l'œuf du lapin avec celui des rongeurs à inversion, et ses figures, où cette comparaison pourrait être indiquée, font ressortir plutôt des différences que des similitudes. Ainsi il ne représente pas les lames ectoplacentaires, que du reste il ne connaissait pas chez le lapin, et par suite ne peut établir leur homologie avec son *suspenseur*. Comme Kupffer, il fait jouer le principal rôle à la production et à l'accroissement de ce suspenseur; et cependant Hensen avait bien fait remarquer que « l'inversion ne saurait être attribuée à un accroissement exagéré des cellules de Rauber, puisque cet accroissement ne se manifeste qu'à une époque où déjà l'inversion est produite, et qu'alors il ne porte pas cette inversion plus loin qu'elle n'est déjà arrivée[1] ». Mais ce sont là des détails qui ne peuvent être précisés qu'après que nous aurons achevé nos études sur le suspenseur, c'est-à-dire sur l'ectoplacenta des rongeurs.

1. V. Hensen, *Bemerkung. betreff. die Mittheilung von Selenka*, 1883, p. 72.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES DÉGÉNÉRESCENCES CELLULAIRES [1]

Par Maurice CAZIN
Docteur ès sciences,
Chef de laboratoire à la Faculté de médecine de Paris.

(*Planche* XV.)

Les histologistes ont souvent l'occasion d'observer dans les tissus les réactions spéciales de certaines productions cellulaires vis-à-vis des couleurs d'aniline, réactions qui ont pu, dans quelques cas, causer des erreurs d'interprétation, ou qui, tout au moins, restent sans explication suffisante.

C'est ainsi qu'on retrouve fréquemment, sur des préparations colorées pour la recherche des bactéries, des cellules granuleuses, connues sous le nom de cellules d'Ehrlich, qui existent normalement dans le tissu conjonctif et qu'on rencontre surtout dans les inflammations chroniques, tantôt renfermant des masses irrégulières fortement colorées, tantôt infiltrées de granulations de différentes tailles qui fixent aussi énergiquement le réactif colorant et peuvent même, jusqu'à un certain point, simuler des microorganismes; à côté de ces cellules, il s'en rencontre d'autres qui forment des masses homogènes, assez volumineuses, fortement colorées; d'autres cellules enfin peuvent montrer à leur intérieur des petits globes en nombre variable, disposés souvent en amas assez réguliers, et dans lesquels une décoloration partielle peut même parfois produire des différenciations susceptibles d'être interprétées d'une façon erronée.

Dans ce travail, nous nous attacherons spécialement à l'étude de productions de ce genre, que nous avons eu plusieurs fois l'occa-

1. Travail du laboratoire de clinique chirurgicale de la Charité.

sion d'observer en examinant les pièces du service de M. le professeur Duplay, et notamment dans le cas suivant, dont nous résumons l'observation, recueillie par notre collègue et ami, M. Macquart, interne du service :

« C. J., âgée de vingt-quatre ans, se présente à la consultation de Necker, le 17 mars 1890, portant au niveau de la partie moyenne de la branche horizontale du maxillaire inférieur du côté droit, une saillie ovalaire, longue de 2 cent. 1/2 à 3 centimètres; une deuxième saillie, de dimensions sensiblement égales, se trouve dans la région sus-hyoïdienne latérale, au niveau de la glande sous-maxillaire.

« Ces deux saillies, notablement surélevées par rapport aux surfaces cutanées voisines, ont une surface inégale, bosselée irrégulièrement, limitée par des bords nettement tranchés ; elles présentent une coloration d'un rouge violacé et sont d'une consistance assez molle.

« Il n'y a pas de ganglions engorgés.

« La dentition est très mauvaise, surtout du côté droit.

« Six mois auparavant, la malade, souffrant à ce moment d'une fluxion de la joue droite, a reçu, en jouant, un coup de bûche de bois sur le bord inférieur du maxillaire inférieur, juste au niveau de la fluxion; à la suite de ce traumatisme, apparition d'une ecchymose, et quelques jours après, la malade a vu se développer les deux saillies ovalaires que nous venons de décrire.

« Le 18 mars, incision de ces deux tumeurs à l'aide du thermocautère, après ablation préalable au bistouri d'un fragment destiné à l'examen histologique. Immédiatement au-dessous de l'épiderme, on rencontre un tissu d'aspect fongueux, mou, assez vasculaire. Pas une goutte de pus.

« Cicatrisation complète huit ou dix jours plus tard. »

L'examen histologique du fragment enlevé au bistouri a été fait après immersion pendant plusieurs jours dans l'alcool absolu, une partie de la pièce ayant été débitée en coupes minces sans autre traitement, et le reste ayant été inclus dans la paraffine, après avoir passé successivement dans le mélange d'alcool absolu et d'éther et dans l'éther saturé de paraffine, avec ou sans coloration préalable

au carmin boraté alcoolique, suivie de décoloration dans de l'alcool légèrement acidulé.

Sur les coupes perpendiculaires à la surface de la peau (fig. 1), les couches épidermiques ne sont pas altérées; la couche cornée et la couche granuleuse montrent la répartition habituelle de l'éléidine; le corps muqueux de Malpighi, assez épais, ne présente rien d'anormal dans sa structure.

Le derme est infiltré de petites cellules, qui sont surtout agglomérées en très grand nombre dans les parties profondes appartenant au tissu d'apparence fongueuse qui constituait les deux saillies observées chez notre malade. A ce niveau la plupart des vaisseaux ont leurs parois infiltrées de petites cellules, qui, tassées les unes contre les autres dans les intervalles des fibrilles du tissu conjonctif, forment autour de chacun d'eux une zone annulaire.

A un faible grossissement, on distingue déjà, disséminés sans ordre au milieu de ce tissu, quelques petits amas très réfringents (fig. 1, *cc*), qui, à un grossissement plus considérable, se montrent composés de corpuscules sphériques, de taille très inégale, d'apparence homogène, hyalins, incolores ou à peine teintés de jaune sur les coupes colorées au picrocarminate d'ammoniaque et montées dans la glycérine (fig. 15), quelquefois légèrement teintés de rose sur les coupes colorées au carmin boraté alcoolique, incolores pour la plupart ou présentant seulement une teinte jaune pâle dans les préparations colorées à l'hématoxyline. Leur transparence est telle qu'en examinant un des amas qu'ils forment et en faisant varier la mise au point, on observe successivement avec la même netteté tous ceux qui sont situés dans des plans différents.

Indépendamment des amas, on trouve également des corpuscules de même nature, de taille plus considérable, isolés ou groupés par deux ou par trois, quelques-uns donnant l'apparence d'un double contour.

Dans les préparations colorées au picrocarminate d'ammoniaque, ces corps hyalins paraissaient être, pour la plupart, absolument libres dans les intervalles des cellules; cependant, après un examen soigneux, on pouvait déjà reconnaître l'existence de quelques-uns de ces corpuscules réfringents dans un certain nombre de cellules : les uns, de petite taille, disséminés dans le protoplasma de la cellule, dont la forme extérieure ne se trouvait pas modifiée par leur présence; d'autres, plus volumineux, remplissant presque complète-

ment une cellule, dont le noyau n'existait plus (fig. 15, *g*) ou se montrait réduit à l'état d'une petite masse irrégulière, faiblement colorée par le carmin et rejetée à la périphérie; quelques-uns enfin isolés chacun dans une cellule, et assez volumineux pour la remplir complètement.

L'aspect de ces productions était si particulier qu'on ne pouvait, dans un premier examen, s'expliquer facilement leur signification.

Après immersion des coupes dans l'acide osmique à 1 pour 100 pendant quelques heures, les corpuscules avaient à peine pris une légère teinte jaunâtre.

L'éther, l'ammoniaque, les acides minéraux, employés successivement sur plusieurs séries de coupes, restaient sans action sur eux.

Il en était de même de la potasse; en examinant une coupe au microscope dans une goutte de potasse à 30 pour 100, et en faisant passer sous la lamelle un courant d'eau pendant dix à quinze minutes, on voyait les petits corps sphériques perdre rapidement leur réfringence, dès que le courant d'eau était établi, et subir un gonflement considérable, en même temps que leurs contours devenaient moins nets, se trouvant en partie masqués par les cellules environnantes entre lesquelles ils s'enfonçaient par suite du gonflement. Puis, après lavage complet de la préparation par l'eau, les corpuscules revenaient à leur forme et à leurs dimensions premières.

La safranine, employée directement, suivant le procédé le plus habituel, les colorait en rose, mais sans les différencier du reste de la préparation, tandis que, après traitement préalable des coupes par de l'ammoniaque marquant 15° Baumé, comme dans le procédé indiqué par M. Vincent[1], ou par une solution de potasse à 30 pour 100, on obtenait avec la safranine, après décoloration dans l'alcool absolu, des préparations très nettes, où les corpuscules (fig. 2, *cc*), isolés ou réunis en petits groupes d'aspect assez régulier, se trouvaient complètement différenciés par une coloration rouge orangé très intense, les noyaux des cellules et le fond de la coupe n'ayant qu'une teinte rose très pâle.

Ajoutons que les solutions iodées coloraient les corpuscules en jaune et que le violet de Paris les colorait simplement en violet

1. H. Vincent, Sur la présence d'éléments semblables aux psorospermies dans l'épithélioma pavimenteux, *C. R. de la Soc. de biologie*, 1890, p. 122.

pâle. Quant à l'emploi de l'acide sulfurique combiné avec l'action de l'iode, il ne donnait pas de réaction spéciale.

Dans les conditions où s'était développée l'affection et étant donnés l'état de la dentition de la malade, l'existence d'une fluxion au moment du traumatisme, il était permis de se demander si le développement des deux petites tumeurs ne pouvait pas avoir été le résultat d'une évolution parasitaire, qui aurait eu pour point de départ la cavité buccale, et qui aurait été singulièrement facilitée par l'action du traumatisme sur des tissus se trouvant déjà dans des conditions spéciales du fait même de l'existence de la fluxion.

Le 15 avril, nous revoyons la malade, et, sa seconde petite molaire inférieure droite ayant été enlevée, nous trouvons, adhérant à la racine, un fragment de périoste alvéolo-dentaire de deux ou trois millimètres de longueur.

Ce fragment de périoste ayant été, après fixation dans l'alcool absolu, monté dans la paraffine puis débité en coupes minces, et le reste de la pièce qui avait fait l'objet de notre premier examen ayant été traité de la même façon, nous avons pu ainsi étudier parallèlement les deux séries de coupes, en employant successivement pour chacune d'elles les mêmes réactifs.

Dès les premières coupes, nous avons retrouvé dans le fragment de périoste alvéolo-dentaire les mêmes productions globuleuses, réfringentes, transparentes, isolées ou groupées à l'intérieur ou dans les intervalles des cellules, résistant aux acides et à la potasse.

La recherche de bactéries, faite sur nos deux séries de coupes, ne nous a donné que des résultats négatifs, même après l'action prolongée, pendant deux et trois jours, de certains bains colorants; mais elle nous a permis en revanche d'étudier la façon dont se comportaient nos globes hyalins vis-à-vis des réactifs employés, et de constater qu'ils ne se coloraient pas indifféremment par tous les réactifs, restant incolores après l'emploi de certains procédés et présentant au contraire une affinité spéciale pour quelques colorants.

C'est ainsi que les méthodes de coloration par le bleu de méthylène, en solution aqueuse simple, ou en solution potassique très faible, ou encore en solution dans le carbonate d'ammoniaque au centième, laissent ces productions absolument incolores, de même que le traitement par le violet de gentiane aniliné pendant vingt-quatre heures, suivi de décoloration par l'alcool acidulé.

Après coloration par le violet d'Ehrlich, si on fait passer les coupes dans un bain d'acide nitrique au tiers, les corpuscules, qui ont perdu leur transparence et leur réfringence, sont complètement décolorés pour la plupart, quelques-uns présentant encore une faible teinte violacée.

Ils sont complètement incolores avec la méthode de Gram, à moins que l'on ait fait agir rapidement l'ammoniaque sur les coupes, avant de les soumettre à l'action du bain colorant; dans ce cas, en effet, les globes hyalins restent colorés en violet plus ou moins intense, après la solution iodo-iodurée et le lavage à l'alcool absolu, tandis que, sans l'emploi préalable de l'ammoniaque, ils ne présentent aucune coloration.

Le krystalviolet, en solution dans le carbonate d'ammoniaque au centième, suivi du traitement par la solution iodo-iodurée de Gram et l'alcool absolu, leur donnait au contraire une coloration intense qui résistait énergiquement à la décoloration.

Dans les préparations obtenues par cette méthode, les globes hyalins, colorés en bleu foncé, se détachent très nettement, même à un faible grossissement (fig. 3), sur le fond de la coupe, qui est incolore ou coloré en rose si l'on a cherché à obtenir une double coloration en traitant préalablement les coupes par le picrocarminate d'ammoniaque.

Ce mode de coloration, indiqué par Kühne pour la recherche des bactéries, mettait donc admirablement en relief les corpuscules hyalins disséminés dans nos coupes, et nous avons pu ainsi distinguer, entre les gros globes isolés et les granulations disséminées dans l'intérieur des cellules, toute une série de formes intermédiaires, qui nous ont montré qu'il s'agissait bien dans notre cas d'un processus de dégénération cellulaire.

C'est qu'en effet, dans un premier examen, l'aspect si particulier de ces petits globes réfringents, l'apparence assez fréquente d'un double contour sur les plus gros d'entre eux, leur mode de groupement parfois si régulier (fig. 2), leur présence dans les parties profondes du derme au niveau du maxillaire inférieur, d'une part, et dans le périoste alvéolo-dentaire, d'autre part, enfin la façon dont ils se comportaient vis-à-vis des réactifs, c'est-à-dire leur résistance aux acides et à la potasse, et surtout les différences observées dans les résultats donnés par les divers colorants et aussi par les mêmes colorants suivant que leur action avait été précédée ou non

par l'emploi de la potasse ou de l'ammoniaque, tous ces faits nous avaient conduit un instant à nous demander s'il ne s'agissait pas d'éléments parasitaires, et plus d'un observateur, mis en présence de certaines de nos préparations, aurait eu très vraisemblablement la même pensée.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la série de croquis faits à la chambre claire, au même grossissement (fig. 6-18), pour se convaincre facilement qu'il ne s'agissait en réalité que d'une dégénérescence cellulaire.

Le groupement de ces globes hyalins rappelle, dans un grand nombre de cellules, le mode d'apparition de la graisse dans les cellules adipeuses.

Ils forment, en effet, dans beaucoup de cellules, de fines granulations, plus ou moins nombreuses, disséminées dans le protoplasma de la cellule, dont le noyau est bien conservé et se colore par le picrocarmin (fig. 6).

Dans d'autres cellules, on trouve des globes assez volumineux qui paraissent résulter de la fusion des granulations ou de globes plus petits (fig. 6, 10, 12 et 13).

Enfin on voit de grosses cellules, qui sont remplies tout entières par d'énormes globes, isolés (fig. 23), ou accolés deux par deux, en forme de gourde (fig. 20) ou de bissac (fig. 21), ou trois par trois (fig. 22), ou en plus grand nombre (fig. 16, 17, 18, 19), formant alors des masses framboisées, dans lesquelles il est souvent difficile de distinguer les contours respectifs des globes au niveau de leurs points de contact, ce qui semble indiquer une fusion partielle de leurs masses.

Dans toutes ces cellules, le protoplasma est refoulé à la périphérie, formant autour des globes une enveloppe non colorée par le krystalviolet et qui correspond vraisemblablement au double contour observé dans d'autres préparations.

Quant au noyau, on le trouve encore quelquefois, plus ou moins altéré, refoulé également à la périphérie, où il détermine souvent une légère saillie (fig. 16 et 21, *n*), mais dans beaucoup de cellules, on ne le distingue même plus (fig. 17-20, et fig. 22 et 23).

Enfin, dans quelques points, on rencontre des cellules dépourvues de noyau et dont le contenu paraît entièrement transformé en une agglomération de globes, d'aspect homogène, qui ne sont pas

colorés par le krystalviolet (fig. 8, *c*) ou qui ne sont colorés qu'en partie (fig. 8, *b*, et fig. 14, *c*).

Ce mode de dégénérescence semble pouvoir être rapproché, morphologiquement du moins, de la dégénérescence hyaline que présentent les grandes cellules claires, sans noyau, qui sont regardées comme des éléments caractéristiques du rhinosclérome, et que Dittrich [1] a désignées sous le nom de *cellules de Mikulicz*, du nom de l'observateur qui avait le premier signalé la présence de ces éléments dans le tissu du rhinosclérome.

Il y a surtout une grande ressemblance entre les globes observés dans notre cas et les boules réfringentes, hyalines, plus ou moins volumineuses, et ayant une affinité spéciale pour les matières colorantes, qui ont été signalées dans le rhinosclérome, à l'intérieur des cellules ou dans leurs intervalles, notamment par MM. Cornil et Alvarez [2], Nikiforow, Mirbelli, Wolkowitsch, etc.

Mais, tandis que dans les cellules du rhinosclérome on trouve les bacilles caractéristiques de cette affection, et que l'on peut ainsi voir directement en eux la cause de la dégénérescence hyaline, dans notre cas il n'y avait aucune trace visible de microorganismes à l'intérieur des cellules altérées.

Dans ces conditions, rien ne nous autorisait, par conséquent, à interpréter la nature de cette dégénérescence, malgré la vraisemblance d'une action exercée par des microorganismes partis de la cavité buccale, et nous avons dû nous borner à rapporter cette observation, pensant qu'il y avait un certain intérêt à multiplier les faits dans cet ordre d'idées, dans le but d'arriver à mieux connaître ces dégénérescences, qui, grâce à leur affinité pour certaines matières colorantes, attirent si souvent l'attention dans les examens histologiques et dont, malgré cela, l'étude est généralement négligée, bien qu'elle se rattache étroitement à l'étude des productions parasitaires.

Ce mode de dégénérescence hyaline, caractérisé par la formation, à l'intérieur des cellules, de globes plus ou moins volumineux, offrant les réactions que nous venons d'indiquer, nous paraît d'ail-

1. Dittrich, Zur Ætiologie des Rhinoscleroms (*Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde*, t. V, 1889, p. 145).

2. Cornil et Alvarez, Mémoire pour servir à l'histoire du rhinosclérome (*Archives de physiologie normale et pathologique*, 1885, 3e série, t. VI, p. 24, et planche I, fig. 8 et 9).

leurs assez commun; M. le professeur Cornil a bien voulu nous montrer des préparations provenant d'une inflammation chronique de l'ovaire, sur lesquelles ces productions étaient très nombreuses, et tout récemment, nous avons pu les étudier à nouveau sur une série de coupes d'une tumeur éléphantiasique de la vulve, où elles présentaient identiquement les mêmes caractères.

Explication de la planche XV.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, à un même grossissement pour les figures 4-23.

Fig. 1 (obj. 2, oc. O, Verick). Coupe perpendiculaire à la surface de la peau et comprenant toute l'épaisseur du fragment enlevé.

e, épiderme.
d, derme.
f, follicule pileux.
v, vaisseaux.
ccc, globes hyalins.

Fig. 2 (obj. 7, oc. I, Verick). Portion d'une coupe correspondant à la partie profonde du même fragment (coloration par la safranine).

ccc, globes hyalins isolés ou en amas.

Fig. 3 (obj. 7, oc. 1, Verick). Portion d'une coupe du périoste alvéolo-dentaire (coloration au krystalviolet).

Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 4-23 (obj. 1/12, oc. 4, Leitz). Globes hyalins isolés ou en amas, libres ou situés dans l'intérieur des cellules (coloration au krystalviolet, sauf pour la fig. 4, qui provient d'une préparation à la safranine, et pour la fig. 15, qui se rapporte à une préparation colorée au picro-carmin.

aa, cellules renfermant des globes hyalins de différentes tailles, isolés ou agglomérés, et montrant encore un noyau ou un reste de noyau (*n*).
bb, cellules renfermant des globes hyalins et dont le noyau n'est plus distinct.
cc, cellules dont le contenu est fragmenté en globes de taille inégale.
gg, cellules complètement remplies par des amas de globes hyalins.
hh, globes hyalins volumineux contenus à l'intérieur des cellules.
kk, globes hyalins devenus libres.

SUR LES

CORPUSCULES NEURO-MUSCULAIRES A GAINES PACINIENNES

Par A.-H. PILLIET

Aide-préparateur d'histologie à la Faculté de médecine de Paris.

La bibliographie relative aux figures que nous avons à décrire est très courte. On a signalé dans les muscles costo-peauciers de la couleuvre des fibres striées entourées d'une gaine lamellaire, mais sans préciser les rapports de ces fibres avec des corps nerveux. Ces figures n'appartiennent pas spécialement aux couleuvres; car, dans la langue du Chat adulte, dans les muscles de l'épaule du Chat nouveau-né, on retrouve au voisinage des aponévroses de petits corps parfaitement circonscrits composés d'une gaine très peu épaisse de tissu conjonctif et d'un contenu purement musculaire, car il est constitué par trois à cinq fibres striées de petit volume se colorant fortement par les réactifs usuels. Ce sont les anatomo-pathologistes qui ont attiré l'attention sur ces productions particulières qu'ils ont d'abord attribuées à des désordres pathologiques; c'est ainsi que Fränkel [1] a parlé des corps que nous allons décrire, dans les muscles des phtisiques, et Eisenlohr [2] dans un cas d'atrophie spéciale de l'enfance; Babinski [3], en 1886, reconnut le premier que c'étaient là des corps normaux; selon lui, ce sont des figures particulières aux muscles striés, consistant en fuseaux allongés composés de groupes de petites fibres musculaires entourées d'une gaine lamelleuse, tout à fait semblable aux gaines des petits troncs nerveux contenus dans les mêmes travées de tissu conjonctif, avec cette seule différence

1. Fränkel, *Ueber Veranderungen quergestreifter Muskeln bei Phthisikern* (*Virchow's Arch.*, Bd 73, p. 380).

2. Eisenlohr, *Atrophie spinale de l'enfance*, 1876 (*Manuel d'histoire naturelle et de médecine de Hambourg*).

3. Babinski, *Sur la présence dans les muscles striés de l'homme d'un système spécial constitué par les groupes de petites fibres musculaires entourées d'une gaine lamelleuse* (*Soc. Biologie*, 1886, p. 629).

qu'elle est généralement d'une épaisseur un peu plus grande. Il existe dans chaque gaine de trois à sept fibres striées, plus petites que celles du voisinage. On y observe quelquefois de plus des tubes nerveux, et alors la gaine est subdivisée en trois loges : une musculaire, une nerveuse, une qui contient un ou plusieurs capillaires. Il les a, en 1884, considérées comme pathologiques; mais on les retrouve sur les muscles normaux. Il les considère comme des faisceaux eu voie d'atrophie. Eichhorst, au contraire, les interprète encore comme une forme spéciale de sclérose fasciculée des nerfs[1]. Roth[2] les retrouva en 1887 et les décrivit sous le nom de corps neuro-musculaires des muscles volontaires. En 1888, Ludwig Kerschner publia sur ce sujet deux travaux. Dans le premier[3], il chercha à préciser en suivant les recherches de Trinchèse le processus par lequel les fibres musculaires en voie de développement s'unissent aux fibres nerveuses, dans les corps neuro-musculaires; dans le second[4], il étudie la ressemblance que présentent avec les corpuscules de Pacini-Vater les corps neuro-musculaires qui sont eux-mêmes des types très différents, et il finit par conclure que ces corps doivent être les organes terminaux de sensibilité. Il les rattache au sens musculaire, se fondant surtout sur la présence des gaines lamelleuses. En 1890, j'ai décrit d'autres corps[5], 7 très voisins de ceux de Babinski; je les avais trouvés dans les muscles fléchisseurs de la cuisse chez une malade morte avec une paraplégie alcoolique, chez une rhumatisante chronique, chez un homme atteint d'une sclérose latérale amyotrophique et dans un cas de paralysie infantile, et voici la description que j'en donnai et que je pus faire vérifier dans les préparations que je montrai à la Société anatomique; ils existent en assez grande abondance puisqu'on peut en trouver quatre ou cinq dans une coupe de largeur moyenne; pourvu que cette coupe comprenne une portion aponévrotique, car c'est surtout au voisinage des aponévroses qu'on les

1. Eichhorst, *Arch. f. path. anat. Virchow.*, 1888. Band CXII, Heft. 2.

2. Roth, *Ueber neuromuskulare Stammchen in den willekurlichen Muskeln* (*Centralbl, für Medic.* W., 1887, n° 8, p. 129).

3. L. Kerschner, *Bemerkungen uber ein besonderes Muskelsystem im willekurlichen Muskel* (*Anatomischer Anzeiger* de Bardeleben, 1888, février).

4. L. Kerschner, *Beitrag zur Kentniss der sensibiliten Endorgane* (*Anatomischer Anzeiger* de Bardeleben, 1888, avril).

5. A. Pilliet, *Notes sur des corps neuro-musculaires à enveloppe semblable à celle des corpuscules de Pacini* (Compte rendu de la *Soc. de Biologie*, séance du 31 mai 1890).

rencontre. Il semble que l'atrophie des muscles les mette en évidence, car on les rencontre très facilement quand elle est marquée; pourtant leurs couches sont régulières et ne présentent aucune trace d'inflammation. Leur paroi externe est seulement plus fibreuse en général que lamellaire et la disposition en couches concentriques s'accuse vers le centre. Le milieu est occupé par quatre ou cinq fibres musculaires striées de petit volume, mais se colorant vivement par le picrocarmin et par des tubes nerveux à myéline en même nombre. Quelques-uns paraissent plus larges que les autres et leur cylindre d'axe est très gros et vivement coloré sur les coupes transverses, comme le cylindre d'axe au centre d'un corpuscule de Pacini, mais nous ne pouvons pas préciser s'il s'agit d'une véritable massue terminale, car les examens n'ont porté que sur des coupes colorées au picrocarmin et à l'hematoxyline, et il nous sera nécessaire de compléter cette étude par des dissociations. Les nerfs qui sont constants, nous l'avons dit, sont au contact des fibres musculaires ou séparés d'elles; on peut même voir des corps dans lesquels le groupe nerveux et le groupe musculaire, pourvus chacun d'une gaine concentrique assez épaisse, sont entourés d'une enveloppe commune de même nature. Sans avoir connaissance des travaux de Kerschner, j'émettais l'opinion que ces corps neuro-musculaires à gaines concentriques étaient en rapport avec des terminaisons nerveuses centripètes, et je me fondais comme lui sur la disposition des gaines lamellaires si semblables à celles qu'on observe dans les corpuscules de Herbst de l'oiseau et dans les corpuscules de Pacini de l'homme pour émettre cette opinion. MM. Paul Blocq et Marinesco, dans une note du 21 juin 1890 à la Société de biologie, ont confirmé ces résultats; ils ont indiqué qu'il existait deux formes : l'une (que l'on peut considérer comme typique) dans laquelle la gaine offre une disposition plus ou moins analogue à celle de la gaine lamelleuse des nerfs; le contenu est formé de fibres musculaires petites, de tubes nerveux le plus souvent contenus dans une gaine musculaire spéciale et de vaisseaux sanguins; dans le second, la gaine comprend des lamelles en épaisseur très variable (cette apparence est fréquemment, disent ces auteurs, selon la constatation de M. A. Pilliet, celle de la gaine des corpuscules de Pacini, avec cette différence qu'ici les lamelles sont imbriquées alors qu'elles sont parallèles dans le corps de Pacini). M. Onanoff a apporté à la Société de biologie, le 5 juillet 1890, le résultat de ses recherches

sur les faisceaux neuro-musculaires ; nous reproduisons ici les conclusions de ce travail qui ne porte pas sur les gaines paciniennes.

« La section des racines neuro-musculaires (chiens) amène l'atrophie d'un très petit nombre de fibres nerveuses contenues dans le faisceau neuro-musculaire.

La destruction des ganglions vertébraux ne laisse intactes que quelques rares fibres du même faisceau.

Le faisceau neuro-musculaire peut être suivi sans interruption tout le long du muscle dans lequel il se trouve logé.

La pénétration des nerfs dans le faisceau s'effectue à différents points de sa longueur.

Quoique sur la coupe transversale le nombre de fibres nerveuses dépasse rarement 10 ou 12, le parcours de chacune d'elles à l'intérieur du faisceau, étant très court, leur nombre se trouve ainsi très considérable (de 50 à 60 fibres nerveuses pour une hauteur d'un millimètre).

Les faisceaux neuro-musculaires des muscles sont complètement atrophiés dans les affections qui atteignent les cornes antérieures.

Dans les mêmes maladies et chez l'animal après la section des racines antérieures,les fibres musculaires de ces faisceaux, qui ont la structure complète d'une fibre striée, s'atrophient, toutefois dans la sclérose latérale amyotrophique elles disparaissent les dernières. Le plus grand nombre de fibres nerveuses envoyées par les ganglions vertébraux au corps du muscle se rendent dans les faisceaux neuro-musculaires.

De tous ces faits nous concluons que les fibres musculaires striées du faisceau neuro-musculaire se trouvent sous la dépendance trophique et motrice des cornes antérieures et que les fibres nerveuses du même faisceau transmettent à la moelle épinière les impressions produites par un mécanisme, soit intrinsèque, soit extrinsèque. »

Nous avons vu que les figures décrites par différents auteurs et avec des noms différents dans les muscles striés, se trouvaient surtout dans les muscles atrophiés ; pour poursuivre les recherches sur ce point, il fallait donc se procurer des muscles lésés et c'est ce que nous avons pu faire, grâce à l'obligeance de nos amis, et en particulier de M. Thérèse, interne à Laënnec ; grâce à lui, nous avons pu examiner ces muscles dans deux cas de sclérose en plaques, dans un cas de paralysie infantile et dans un cas de sclérose latérale amyo-

trophique. Les muscles du pied, très atrophiés, dans une sclérose en plaques avec contracture et attitudes vicieuses, montraient avec abondance sur les coupes des corpuscules sphériques présentant une gaine beaucoup plus épaisse en général que les gaines lamelleuses des nerfs, mais beaucoup moins épaisse que celle d'un corpuscule de Pacini. Le contenu est variable; on y trouve des fibres musculaires striées dont le nombre varie de un à dix; leur diamètre est petit, elles se colorent très fortement par les réactifs; on y trouve aussi des fibres nerveuses qui sont dispersées les unes au contact des fibres striées, les autres dans des gaines spéciales; elles ne présentent pas toutes le même aspect; il en est de fort petites, mais

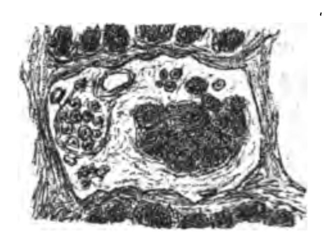


FIG. 1. — Corps neuro-musculaire à gaine lamelleuse provenant du muscle droit de l'abdomen d'un nouveau-né. Il existe une loge neuro-musculaire, une loge nerveuse et une artériole.

presque toujours sur les coupes, on en trouve une ou deux dont la gaine est composée d'un nombre assez grand de couches concentriques. Ce type est intermédiaire entre les corps à gaine lamelleuse simple qu'on trouve chez le nouveau-né, signalés par M. Babinski, et dont notre fig. 1 donne un spécimen, et les corps dont la gaine est absolument pacinienne et présente les caractères de la gaine des corps terminaux. On le rencontre souvent dans les muscles en voie d'atrophie pour une raison ou pour une autre.

Dans un second cas de sclérose en plaque avec atrophie beaucoup moins marquée, on retrouve, mais plus difficilement, les mêmes figures qui se voient très bien sur les coupes colorées par le picrocarmin et montées dans la glycérine après fixation par le liquide de Müller. Il en est de même dans la paralysie infantile où l'on peut retrouver encore quelques corps neuro-musculaires dans les muscles du membre atteint, malgré l'énorme destruction des fibres que l'on observe.

Dans la sclérose latérale amyotrophique, nous retrouvons en grande abondance ces corps comme dans un autre cas de cette

maladie signalé dans ma première note à la Société de biologie : si nous jugions d'après ces deux examens, il semblerait que, dans cette forme de sclérose, les corps neuro-musculaires sont relativement peu atteints. Les muscles examinés ont été ceux de l'éminence thénar, de l'avant-bras, du bras, de la cuisse et du pied. Nous avons pu examiner aussi les préparations portant sur des muscles atrophiés pour les causes les plus banales, et noter différents aspects intéressants.

Dans un cas de tuberculose, l'examen des biceps montre deux corpuscules types à gaine pacinienne. Dans un cas de cancer de l'utérus, ayant envahi le vagin, l'examen du couturier montre un corpuscule ovoïde situé dans les travées conjonctives cloisonnant les faisceaux musculaires ; la gaine est lamelleuse avec un grand nombre de couches concentriques analogues à celles d'un corps de Pacini vrai ; il contient six fibres striées petites et des nerfs ; à côté, on trouve des formes simples, avec une gaine lamelleuse peu épaisse et une cloison qui divise le corpuscule en deux loges : l'une, par exemple, contient sept fibres musculaires jeunes, ressemblantà des fibres de fœtus d'un côté, et de l'autre un groupe de tubes nerveux dont trois ou quatre petits et deux énormes avec un cylindre-axe plus gros sur la coupe qu'un noyau de sarcolemme. Ces derniers tubes sont beaucoup plus gros que ceux qui composent les faisceaux nerveux du voisinage; ces corpuscules sont surtout groupés au voisinage d'une expansion aponévrotique. Dans ces deux cas, l'atrophie musculaire relevait de la tuberculose et du cancer, il en résulte donc que les formes des corpuscules que l'on y observe ne sont pas sous la dépendance d'une lésion nerveuse systématisée. Dans un cas d'hémiplégie, dans un cas de gangrène sénile, les muscles pris au voisinage de l'artère fémorale et à la plante du pied, présentent un grand nombre de figures différentes les unes des autres quoique se rattachant toutes au même type. Ainsi on rencontre des groupes de deux ou trois filets nerveux contenus dans une gaine très épaisse et relativement plus forte que celle qui entoure normalement des faisceaux de vingt à trente tubes nerveux. Dans les muscles du pied de la gangrène sénile, nous trouvons de petits corps ayant exactement l'aspect des corpuscules de Herbst du Canard, mais plus petits. Au lieu d'être régulièrement ovoïdes, ils sont déformés légèrement par la pression des muscles; on voit sur quelques-uns un pédicule qui les aborde transversalement; ils contiennent de 3 à 4 fibres ner-

veuses dont une est très volumineuse; les couches les plus externes de l'enveloppe prennent insensiblement le caractère conjonctif et se confondent à la périphérie avec le tissu conjonctif du muscle : ces corps sont, en général, au voisinage immédiat ou au contact de l'aponévrose, et il nous est impossible de ne pas signaler leur ressemblance avec les corpuscules de Golgi[1]. Cet auteur a décrit des corps intermédiaires aux corpuscules de Pacini et aux corpuscules de Krause siégeant dans les muscles, au voisinage des tendons; ils sont constitués par une enveloppe de plusieurs couches hyalines et concentriques et par un contenu finement granuleux où viennent se terminer un ou plusieurs tubes nerveux.

A côté de ces corps, composés d'une gaine lamelleuse contenant seulement des nerfs, on en rencontre de tout semblables pour le volume et la disposition générale, qui contiennent de plus des fibres musculaires au milieu. Nous en trouvons dans les mêmes préparations qui contiennent, au lieu de muscles, un tissu homogène à cellules étoilées tout à fait semblables à celui des tendons; ce tissu remplit les gaines lamelleuses et entoure les tubes nerveux; il semble donc que l'on puisse rencontrer dans des gaines semblables, soit des faisceaux musculaires, soit des fibres musculaires; seules, comme nous les avons trouvées dans les muscles du Chat nouveau-né; soit des fibres nerveuses seules comme dans les corps que nous rapprochons des corpuscules de Golgi, soit les deux éléments associés, soit enfin des portions tendineuses. On voit par là combien est complexe la morphologie de ces figures. Ajoutons que, dans les mêmes muscles de gangrène sénile, on trouve des corpuscules dans lesquels l'apparence pacinienne de la gaine lamelleuse épaissie est absolument nette.

On y trouve de plus de véritables corps de Pacini sans fibres musculaires intérieures situés au milieu même des muscles striés, et des corps dont la gaine présente une épaisseur moyenne, intermédiaire entre celle qui est dessinée dans notre figure 1 et celle des corpuscules de Pacini proprement dits. Ils contiennent de deux à trois fibres musculaires et de quatre à cinq filets nerveux. Dans la coupe des faisceaux nerveux du pied, chez ce sujet, on constate une épaisseur marquée des gaines lamelleuses et la présence de

1. Golgi, *Intorno alla distribuzione et terminazione dei nervi nei tendini del uomo e d'altri vertebrati* (*Gaz. med. ital.-lombarda*, 1878, et *Histologie des muscles volontaires*, 1880).

corps de Pacini vrais situés dans la gaine du nerf au voisinage des filets nerveux. D'ailleurs, au cours de ces recherches, nous avons très souvent noté la présence de corps de Pacini-Vater dans les gaines vasculo-nerveuses, soit au contact des artères, soit au contact des faisceaux musculaires et dans l'épaisseur même des muscles striés.

C'est ainsi que, dans une sclérose latérale amyotrophique et dans une arthrite sèche du coude, nous avons rencontré d'énormes corpuscules de Pacini-Vater au contact du plexus brachial. Dans une paralysie alcoolique différente de celle que nous avons signalée dans notre note à la Société de biologie, nous avons également rencontré au milieu des muscles des corps à gaine pacinienne contenant des muscles et des nerfs dans des loges distinctes. Dans ce cas, la gaine des troncs nerveux et en particulier des sciatiques était très peu épaisse.

Dans les muscles du pied et de la jambe d'une femme très âgée, réduite depuis longtemps à l'immobilité par des arthrites sèches, nous trouvons également une série de figures multiples : ce sont des corps de Pacini énormes, dans l'épaisseur des gaines vasculo-nerveuses et au milieu des muscles, des petits corpuscules ayant à peu près le tiers du volume d'un corps de Pacini et ne contenant que deux ou trois nerfs très gros à cylindre-axe énorme. On trouve aussi, dans l'épaisseur des muscles jumeaux, de toutes petites gaines lamelleuses, contenant cinq à six fibres musculaires petites, serrées, très jeunes et se colorant vivement par les réactifs. Cette forme est semblable à celle qu'on trouve en grande abondance avec des filets nerveux grêles ou même sans aucun nerf, dans les muscles de l'omoplate du Chat nouveau-né. Nous trouvons donc, chez le même sujet, des corps à gaines lamellaires, dont le contenu est surtout nerveux, et d'autres où il est surtout musculaire. Ajoutons que, dans les muscles de l'avant-bras, relativement peu atrophiés, on n'en trouve aucune figure.

Dans un autre cas de gangrène sénile, chez un homme, on retrouve la même multiplicité d'aspect. Il existe au milieu des muscles, des corpuscules de Pacini-Vater nombreux qui sont circonscrits dans les travées fibreuses intramusculaires avec lesquelles leurs couches les plus externes se confondent.

On y retrouve aussi, comme dans le cas précédent, de petits corpuscules à couches concentriques, ne contenant pas de muscles et

ressemblant à de petits Pacini. Les corps neuro-musculaires s'y rencontrent aussi, les uns avec une petite gaine, contenant de deux à trois fibres musculaires et un tube nerveux unique, dans une loge



Fig. 2. — Corps neuro-musculaire à gaine pacinienne provenant des muscles de la cuisse d'une jeune femme morte de paralysie alcoolique. Il existe une loge nerveuse pacinienne, une loge neuro-musculaire, subdivisée en deux, et des loges nerveuses et vasculaires plus petites, disséminées; le tout est englobé dans une enveloppe commune épaisse à couches concentriques.

distincte, d'autres à trois ou quatre fibres striées avec une gaine très épaisse absolument pacinienne. Dans la plante du pied du même, nous trouvons naturellement des corps de Pacini abondants semblables à ceux qu'on trouve dans l'épaisseur des muscles, accolés aux artères et contenus dans leur gaine celluleuse.

Un certain nombre d'autres examens nous ont confirmé ce fait de l'extrême diversité qu'on peut observer dans un même muscle entre ces différents corps à gaine lamelleuse ou à gaine pacinienne.

Dans la figure 2, nous avons fait représenter un corpuscule divisé en trois loges, et nous faisons remarquer à ce propos qu'il existe des nerfs dans la loge musculaire comme Babinski l'a vu et fait dessiner.

Dans les préparations que nous avons montrées à la Société anatomique (séance du 30 mai 1890), il existait des formes beaucoup plus semblables à un corps vrai de Pacini, car les gaines paciniennes, très régulièrement disposées, ne circonscrivaient qu'une seule loge axiale, et contenant deux ou trois fibres musculaires très jeunes et des nerfs.

Chez le nouveau-né, dans les muscles du bras, de la cuisse, de la jambe et du pied, et surtout, dans le muscle droit antérieur de l'abdomen, les figures que l'on trouve le plus souvent n'ont qu'une gaine lamelleuse très simple et sont parfaitement conformes à la première description de M. Babinski (voir figure 1). Chez l'enfant, il en est de même; pourtant, on y trouve aussi des gaines paciniennes vraies, lorsque les muscles sont amaigris; c'est ainsi que sur un nouveau-né, atteint de spina-bifida et, consécutivement, de pied bot double, avec atrophie musculaire, les coupes, au niveau du mollet, montrent un corpuscule de Pacini situé au-dessous de l'aponévrose d'enveloppe au contact du muscle jumeau. Tout à côté, mais dans l'épaisseur même du muscle, on en trouve un autre du même volume, seulement les gaines les plus internes sont moins serrées, le tissu est plus clair, les cellules des gaines y prennent une forme étoilée et le centre est occupé par cinq fibres musculaires; ce corps est compris dans l'épaisseur d'une cloison aponévrotique mince qui est renflée pour le contenir. A côté, dans le même muscle, on en trouve d'autres du type ordinaire, à petites gaines, groupés au voisinage des troncs nerveux, et divisés en deux loges, l'une petite qui ne contient que des nerfs, l'autre plus grande avec des fibres musculaires, au nombre de deux à six, et des nerfs. Ils sont abondants, leur gaine présente tous les degrés d'épaisseur, mais toujours le centre en est clair, comme myxomateux, riche en noyaux d'ailleurs. On trouve en même temps, au voisinage de l'aponévrose, ces petits corps semblables aux Pacini, mais plus petits et sans muscles, que nous avons déjà trouvés plusieurs fois et qui nous

paraissent être des corpuscules de Golgi. Il en existe aussi d'autres tout pareils également accolés à de petits troncs nerveux, mais contenant des muscles et une loge capillaire, on en voit même avec deux loges musculaires. Sur le mollet d'un nouveau-né sain, on retrouve exactement les mêmes figures dans les jumeaux et le soléaire. Les couches lamelleuses sont toujours en nombre variable; les fibres musculaires y sont seulement plus abondantes, au nombre de huit à dix. Par exemple, sur la coupe faite au niveau du creux poplité d'un nouveau-né, on retrouve, au voisinage de l'aponévrose, des petits corps à couche concentrique, mais sans muscles; d'autres semblables contenant dans la même loge des fibres musculaires et nerveuses et enfin, dans l'épaisseur même d'un tendon, juste en son milieu, nous trouvons un corps de Pacini vrai, divisé en deux loges : l'une contient un nerf et une masse centrale; l'autre présente des tubes nerveux et des faisceaux tendineux.

Nous avons examiné la langue d'un grand nombre d'animaux, et nous n'y avons trouvé des figures neuro-musculaires qu'excessivement rarement. Chez le Maki, signalons un aspect intéressant. Au milieu d'un faisceau nerveux normal contenant de vingt-cinq à trente tubes, on voit trois fibres musculaires accolées à la gaine : mais cette figure était unique. Notons encore la présence de corps de Pacini-Vater sans muscles au milieu des fibres striées de la lèvre d'un Cerf. Nous n'avons rien trouvé sur les coupes transverses de la queue de poissons osseux et cartilagineux, quoique les insertions tendineuses des muscles y fussent abondantes.

Nous pouvons nous demander maintenant si les différentes figures que l'on observe ainsi ne sont pas des formes successives d'un même appareil; pour expliquer les loges qui subdivisent ces corps, on pourrait se demander si le nerf abordant la gaine spéciale par un trajet très oblique et cheminant dans son intérieur avant d'arriver aux muscles, on n'aurait pas ainsi l'explication des figures dans lesquelles il existe une loge musculaire et une loge nerveuse. De même l'épaisseur variable des gaines pourrait tenir à ce que celles-ci se renflent en certains points terminaux. Nous croyons qu'il en est ainsi, sinon pour tous les corps à gaines lamelleuses, du moins pour ceux qui présentent une gaine pacinienne. En examinant des coupes du muscle grand pectoral, enlevé avec un cancer du sein, nous avons trouvé dans l'épaisseur du muscle, mais extrêmement près de l'aponévrose, un corps neuro-musculaire à gaine pacinienne parfaitement

nette. Sur une coupe précédente, on trouvait seulement un pédicule sans fibres musculaires; enfin, sur une coupe suivante, le corps s'était divisé et bifurqué; il en existait deux réunis encore par leur base. Les coupes avaient été prises sur une hauteur d'un millimètre au plus.

Sur les coupes totales des muscles du mollet chez le nouveau-né à pieds bots dont nous avons parlé, un corpuscule à gaine pacinienne parfaitement noté et recherché sur des coupes successives ne se retrouve pas dans toutes, on constate les points de repaire qui ont servi à le déterminer, l'artériole et le filet nerveux qui l'accompagnaient, mais le corps neuro-musculaire ne se retrouve plus. Enfin dans les muscles du pied, dans la gangrène sénile, en suivant plusieurs corps dans différentes coupes successives, avec des points de repère exacts et facilement reconnaissables, tels que artères, faisceaux aponévrotiques, et on peut se convaincre :

1° Qu'un certain nombre de petits Pacini avec des fibres musculaires très petites et possédant des noyaux en leur milieu font place à des Pacini vrais, intra-musculaires, avec masse centrale très large dans laquelle on ne distingue pas de muscles;

2° Qu'un certain nombre de corps neuro-musculaires sont très courts, car on ne les retrouve pas d'une coupe à l'autre sur une hauteur d'un demi-millimètre;

3° Qu'un certain nombre de filets nerveux entourés de gaines épaisses et ressemblant aux corpuscules de Golgi ont la plus grande ressemblance avec des corpuscules de Pacini coupés à leur base.

RÉSUMÉ

Les figures à gaines concentriques observées dans les muscles sont donc, comme l'a vu Kerschner, extrêmement différentes les unes des autres quoique reliées par une série de transitions. Les unes contiennent des nerfs et sont analogues aux corpuscules de Golgi; les autres ne paraissent contenir que des faisceaux musculaires serrés et très jeunes; une troisième forme contient des muscles et des nerfs, soit réunis, soit séparés par des cloisons, c'est celle qui a été décrite par M. Babinski dans sa première note et que représente notre figure 1; une quatrième présente une gaine en tout semblable à celle des corps de Pacini, c'est celle que nous avons signalée à la Société de biologie. Il existe d'ailleurs entre ces deux

formes un grand nombre de transitions dont notre figure 2 est un spécimen. Enfin, de par l'examen de coupes successives, il y aurait un rapport étroit, une continuité entre ces figures et celles des corps de Pacini-Vater intra-musculaires. Mais nous ne pouvons encore être absolument affirmatifs sur ce point, en l'absence de dissociations probantes. Il est très difficile d'isoler les corps neuro-musculaires puisque leur gaine se confond, comme nous l'avons vu, avec les travées conjonctives du muscle. Nous donnons le nom de corpuscules neuro-musculaires à celles de ces figures qui présentent une gaine pacinienne, car d'après les coupes ce sont des organes ovoïdes, tout comme les Pacini, mais ne s'étendant pas d'un bout à l'autre du muscle. Le terme de fuseau a été donné par M. Babinski à ceux qui présentent une gaine lamelleuse peu épaisse.

Pour les préparations de ces corps, il faut, comme nous l'avons dit, choisir des muscles atrophiés; quand ils ont été fixés par le liquide de Müller, colorés par le picrocarmin et montés dans la glycérine, les préparations sont très nettes. On peut aussi colorer au carmin d'alun et à l'hématoxyline et monter au baume de Canada; cette méthode révèle surtout bien les très petits corpuscules où les fibres musculaires dominent. Enfin, sur les pièces traitées par le liquide de Müller, on pourra mettre en évidence la myéline des tubes nerveux, par une coloration élective à l'hématoxyline, méthode de Weigert ou méthode de Pal, au choix.

Pour la physiologie de ces corps, c'est par la considération des gaines concentriques lamellaires et de leur rôle en histologie que l'on pourra arriver à formuler une hypothèse vraisemblable. Or ces gaines se rencontrent dans les corpuscules de Herbst, signalés par cet auteur en 1848, chez l'Oiseau et dans ceux de Pacini. Par leur disposition dans le bec, autour des grandes plumes dans le premier cas, aux doigts et autour des articulations dans le second; ces deux sortes d'organes paraissent en rapport avec les sensations de poids. Il serait donc possible que ces corps neuro-musculaires à gaines concentriques soient en rapport avec des terminaisons nerveuses centripètes propres aux muscles. On a vu que Kerschner avait proposé une hypothèse semblable, et qu'il attribue aux corps neuro-musculaires le rôle de la perception du sens musculaire. M. Babinski, dans une note consacrée à la réfutation de l'hypothèse d'Eichhorst, que nous avons citée, se demande sans conclure s'il s'agit de fibres

en voie de développement, en voie d'atrophie, ou d'un système organique spécial [1]. Les deux premières hypothèses sont nettement infirmées par l'étude de l'histologie normale et du développement. Reste donc la troisième, à laquelle nous nous rattachons.

Nous pouvons, en finissant, établir rapidement le bilan des terminaisons nerveuses sensibles signalées dans les muscles et les tendons. On en a décrit de trois ordres :

Terminaisons libres;

Terminaisons en arborisations ou en plaques;

Terminaisons corpusculaires.

Les terminaisons libres ont été étudiées par Reichert, Kolliker, Odenius, Sachs et Tschiriew [2], qui décrivit en 1879 dans les aponévroses, des ramifications des nerfs auxquelles il attribue la sensibilité musculaire.

Les terminaisons en arborisations ou en plaques ont été signalées par Rollett en 1876, par Gempt en 1877, sur les tendons de la grenouille; mais c'est surtout Golgi qui en 1878 signala des arborisations terminales d'une seule fibre à myéline à l'union des muscles et des tendons sur le Lapin. Golgi leur donna le nom d'organes musculo-tendineux; ils furent étudiés en Italie par Marchi, Cattaneo, Panzini (1889 [3]), et tout récemment par Ciaccio en 1890. Cette sorte de terminaison est très fréquente chez les Poissons, les Grenouilles, les Lézards, les Tortues, tandis que la forme suivante se trouve principalement chez les Oiseaux et les Mammifères. Pour Golgi les arborisations seraient en rapport avec le sens musculaire. La forme corpusculaire a encore été signalée par Golgi; ce sont des corps situés dans l'épaisseur des tendons et constitués par une enveloppe à plusieurs couches hyalines concentriques et par un contenu purement granuleux où viennent se terminer un ou plusieurs tubes nerveux. Pour Ranvier [4], les corps tendineux de Golgi sont intermédiaires comme structure aux corps de Pacini et aux corps de Krause; nous avons vu que, d'après Panzini, ils étaient surtout fréquents chez les Vertébrés supérieurs. Golgi leur attribue le sens du tact. C'est à côté des corpuscules de Golgi qu'il faudrait évidem-

1. Babinski, *Faisceaux neuro-musculaires*; — *Archives de médecine expérimentale*, série 1re, t. I, p. 416, pl. XI,
2. Tschiriew, *Arch. phys.*, t. VI, 1879, p. 89.
3. Panzini, *Arch. ital. de biologie*. 1889.
4. Ranvier, *Traité technique*, 2e édit., 1890, p. 714, note.

ment ranger les organes neuro-musculaires, dont nous avons donné plus haut l'historique. Mais si l'hypothèse qui voit dans ces organes des terminaisons centripètes est assez vraisemblable, il est difficile de dire à quelle sensation ils correspondent.

Indépendamment du sens musculaire, découvert par Ch. Bell en 1830, il existe encore dans le muscle la sensation de douleur et la sensation de pression. Encore le sens musculaire, indiquant la direction, l'intensité et la durée des mouvements, est-il divisible lui-même, et relève-t-il en partie des centres psycho-moteurs[1]. Sur ce point, les rapports de la physiologie et de l'histologie ne sont donc pas encore définitivement établis.

1. Voir sur ce point : Sollier, Sens musculaire, *Archives de neurologie*, 1887; — Gley, *Congrès intern. de psychologie physiologique*, Paris, 1889; — Charcot, *Œuvres*, t. III; — Babinski, *Bulletin de la Soc. de psychologie physiologique*, 1889.

RAPPORT

A M. le Ministre de l'Instruction publique sur le fonctionnement du Laboratoire de Concarneau en 1889 et sur la Sardine.

Monsieur le Ministre,

En vous adressant, comme les années précédentes, mon Rapport annuel, je dois me féliciter, tout d'abord, d'avoir pu en 1889, à l'occasion d'un voyage de votre prédécesseur en Bretagne, lui faire les honneurs du plus ancien des Laboratoires maritimes européens puisqu'il fonctionnait déjà en 1859. Il a pu se convaincre par lui-même, que si notre installation scientifique ne brille point par le confort étranger à la science, elle présente du moins aux travailleurs, soucieux seulement de bien faire, tous les moyens de recherche et tous les perfectionnements désirables.

La chaloupe à vapeur « la Perle ». — Comme les années précédentes, l'administration de la Marine a bien voulu nous prêter l'appui de son précieux concours en envoyant à Concarneau pour la saison d'été la chaloupe à vapeur *la Perle*. Le soin avec lequel M. le commandant Drouin a choisi l'équipage, et le zèle constant dont ont fait preuve tous les hommes qui le composaient, nous ont vivement fait sentir la valeur de cet appui. Nous sommes heureux de témoigner ici à M. le commandant Drouin l'expression de notre vive reconnaissance. De nombreux draguages et de fructueuses explorations sur les côtes du littoral ont permis de continuer activement l'étude de la faune si intéressante de la région. La baleinière attachée à l'embarcation est sortie régulièrement tous les jours pour les pêches au filet fin que nous faisons pratiquer depuis plusieurs années à des points déterminés de la baie dans le but d'y étudier les variations de la faune et de la flore pélagiques en rapport avec la présence de la Sardine et autres poissons de passage qui en font leur nourriture. C'est grâce à ce concours éclairé des forces de l'État que nous avons pu poursuivre la recherche des conditions encore inconnues qui règlent sur nos côtes l'abondance ou la rareté de la Sardine pendant l'été.

J'ajouterai enfin que les mécaniciens de *la Perle*, trouvant au Laboratoire un atelier de forge convenablement agencé, ont pu sur nos indications construire plusieurs instruments d'observation et effectuer de nombreuses réparations à notre matériel scientifique.

Fort Cigogne. — Désaffectés depuis 1888 et cédés complètement au Laboratoire, les bâtiments du fort en sont devenus une annexe qui nous est d'un précieux secours lors des excursions d'étude aux îles Glénans. Cette annexe nous permet d'effectuer des installations temporaires d'observation et, à plusieurs reprises, des travailleurs ont pu s'y fixer pour quelques jours afin d'étudier et de collectionner plus complètement la faune si intéressante de l'archipel.

Matériel. — Notre attention s'est spécialement portée cette année sur la réfection et le perfectionnement des installations scientifiques. C'est ainsi que, grâce à la citerne creusée dans le jardin et qui recueille les eaux pluviales du toit, nous avons pu établir une canalisation complète d'eau douce dans tout le Laboratoire. Un réservoir élevé de 5 mètres au-dessus du sol et alimenté par une pompe rotative débite l'eau douce sous une pression suffisante à la plupart des besoins scientifiques. Désormais une trompe à air destinée soit à faire le vide, soit au contraire à injecter de l'air, pourra être installée suivant les besoins dans un quelconque des cabinets de travail.

L'atelier de forge a été complété de façon à permettre aux mécaniciens d'effectuer les réparations nécessaires aux embarcations. Ils ont également construit sur les indications de M. Fabre-Domergue, directeur adjoint, un appareil photographique vertical destiné à la reproduction des dissections de pièces anatomiques sous l'eau [1].

Le matériel de recherches micrographiques s'est enrichi de plusieurs instruments. Le Laboratoire a acquis deux nouveaux microscopes munis d'objectifs puissants de façon à éviter le transport jusqu'à Concarneau d'instruments aussi délicats.

Météorologie. — Les observations météorologiques recueillies durant toute l'année au moyen des instruments confiés par le Bureau central météorologique ont été continuées comme d'habitude et les feuilles d'observation des appareils enregistreurs ont été transmises au Directeur de cet établissement.

Travaux du laboratoire. — Tous les cabinets affectés aux travaux de recherches ont été occupés cette année. Nous citerons parmi les personnes qui ont fait un long séjour au Laboratoire, MM. A. Van Gehuchten, professeur d'anatomie à l'Université de Louvain, — Dr Laguesse, licencié ès sciences naturelles, — Biétrix, licencié ès sciences naturelles, — Bataillon, licencié ès sciences naturelles, préparateur à la Faculté des sciences de Lyon, — Belzung, licencié ès sciences physiques, — Leguern, étudiant en médecine, — Horatio Greenough et Buchet, étudiants.

Parmi nos élèves nationaux, trois ont reçu une bourse de voyage sur le crédit affecté à cet emploi.

Dans le courant de l'année, le Directeur, le Directeur adjoint et les personnes attachées au Laboratoire ont publié les travaux suivants :

M. Pouchet. — *Traité d'Ostéologie comparée* (en collaboration avec

1. Il nous sera permis de rappeler à ce propos que les premières photographies anatomiques faites dans ces conditions ont été exécutées à Rouen vers 1860 par F.-A. Pouchet, avec des appareils qu'il avait fait construire dans ce but et qui existent encore dans le laboratoire de son successeur le Dr Pennetier.

M. Beauregard), 1 vol. de 500 pages, in-8°. Paris, Masson. — *Sur le développement des larves d'oursin dans l'eau de mer privée de chaux*, en collaboration avec M. Chabry (*Soc. de Biologie*, 12 janv. 1889), à part. — *De la production de larves monstrueuses d'oursins par privation de chaux*, en collab. avec M. Chabry (*Cptrs Acad.* 28 janv. 1889). — *L'eau de mer artificielle comme agent tératogénique*, en collab. avec M. Chabry (*Journ. de l'Anat.* Mai-juin 1889). — *Sur l'estomac du Cachalot*, en collaboration avec M. Beauregard (*Soc. de Biol.* 9 fév. 1889). — *Développement de l'évent du Cachalot* (*Soc. de Biol.* 23 fév. 1889). — *Les dernières expériences de M. Chauveau* (*Journ. de l'Anat.* Janv.-fév. 1889). — *Chevreul* (*Journ. de l'Anat.* Mars-avril 1889). — *Sur la conservation des viandes par le froid* (*Soc. de Biolog.* 15 juin 1889). — *A propos de l'odeur des fleurs* (*Journ. de l'Anat.* Mai-juin 1889). — *La maladie pyocyanique de Charrin* (*Journ. de l'Anat.* Juillet-août 1889). — *Recherches de Dareste sur les conditions physiques de l'évolution* (*Journ. de l'Anat.* Juillet-août 1889). — *Du cytoplasme et du noyau des Noctiluques* (*Cptrs Acad.* 4 nov. 1889). — *De la structure et des phénomènes nucléaires chez les Noctiluques* (*Soc. de Biologie.* 9 nov. 1889).

Publications relatives à la Sardine et à l'Alose : *Rapport au ministre de l'Instruction publique sur le fonctionnement du Laboratoire de Concarneau en 1888 et sur la Sardine* (*Journ. de l'Anat.* Juillet-août 1889). — *Le régime de la Sardine en 1888 sur la côte bretonne* (*Cptrs Acad.* 1er juillet 1889). — *Sur l'œuf de la Sardine* (*Cptrs Acad.* 15 juillet 1889). — *Sur la croissance de la Sardine océanique* (*Cptrs Acad.* 29 juillet 1889). — *Sur des graphiques représentant le régime de la Sardine* (*Soc. de Biol.* 20 juillet 1889). — *Le « régime » de la Sardine* (*Rev. scientifique*, 21 août 1889). — *Sur l'œuf et les premiers développements de l'Alose*, en collaboration avec M. Bietrix (*Cptrs Acad. des sc.* 16 déc. 1889). — *Sur le développement de l'Alose et de la Feinte*, en collab. avec M. Biétrix (*Journ. de l'Anat.* Nov.-déc. 1889).

M. Fabre-Domergue. — *Les différenciations fonctionnelles chez les êtres unicellulaires* (*Annales de micrographie*, p. 168, t. I). — *Note sur deux nouveaux infusoires de la baie de Concarneau* (*Annales de micrographie*, t. I, p. 305). — *Note sur une nouvelle forme de Colpode et sur un flagellé pélagique* (*Annales de micrographie*, t. I, p. 353). — *Notes techniques sur l'étude des Protozoaires* (*Annales de micrographie*, t. I, p. 545). — *Sur un organisme parasite de l'Hesione de Steenstrupp* (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, février 1890).

M. le Dr Laguesse. — *Développement du pancréas chez les Poissons osseux* (*Société de Biologie*, mai 1889). — *Notes sur le reticulum de la Rate* (*Soc. de Biologie*, novembre 1889).

M. Bataillon. — *Recherches expérimentales sur la métamorphose des Anoures* (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, n° 18, 28 octobre 1889, p. 682).

M. Couvreur. — *Sur les conditions physiques de la respiration aquatique* (26 octobre 1889).

La Sardine.

L'étude de la Sardine n'a pas cessé, comme les années précédentes[1], de nous préoccuper. Nous avons trouvé, comme les années précédentes, un utile appui près de plusieurs industriels parmi lesquels nous nous plaisons à signaler MM. Lamirault de Nantes, Ouizille de Lorient, Lorentz de Concarneau, Odin des Sables-d'Olonne, et Le Guillou de Penanros à Douarnenez. Mais nous devons surtout rappeler ici le concours qu'a bien voulu nous prêter l'administration de la Marine. Profondément pénétrée de l'importance de la question de la Sardine, au point de vue des intérêts économiques aussi bien que des intérêts de l'Inscription maritime, elle n'a pas hésité depuis plusieurs années déjà à mettre à notre disposition des moyens sans lesquels nous n'eussions pu poursuivre une étude aussi difficile. Il y a quatre ans, quand nous avons commencé ces recherches, on ignorait TOUT de l'histoire de la Sardine, de ses déplacements, de sa ponte. Il s'en faut que notre ignorance soit aujourd'hui complètement dissipée. Un certain nombre de points ont été du moins établis qui pourront servir de jalons pour des recherches à venir. C'est ainsi que nous pouvons revendiquer l'honneur d'avoir pour la première fois établi ce fait que la diminution de la Sardine en certaines années est toujours un phénomène naturel et totalement indépendant de l'action directe ou indirecte de l'homme et qu'il est par conséquent passager.

Il y a deux ans nous faisions connaître pour la première fois l'œuf mûr de la Sardine[2], ce qui nous permet aujourd'hui d'aborder plus sûrement le problème de l'époque et du lieu de la ponte de la Sardine océanique.

L'importance manifeste de cette étude de l'ovaire et de l'œuf de la Sardine a même engagé un de nos assistants, M. Biétrix à la reprendre avec plus de détail que nous n'avions pu le faire dans la seule occasion où il nous avait été donné de la commencer (Voy. ANNEXE A).

En même temps, M. Thélohan décrivait pour la première fois un parasite qui envahit le testicule de la Sardine mâle en étudiant des individus qui lui avaient été envoyés de Concarneau (Voy. ANNEXE B).

1. Voir nos *Rapports* pour 1887 (*Enquêtes et documents relatifs à l'Enseignement supérieur*, XXV, in-8°, 1888) et pour 1888 (ce *Journal*, Juillet-août 1889).

2. Voy. Comptes rendus de l'Académie des sciences, 15 juillet 1889, et *Rapport pour 1888*. M. le professeur Marion de Marseille avait cru trouver l'œuf de la sardine flottant. Il a dû reconnaître depuis que l'œuf en question appartenait à une autre espèce. — Nous ne pouvons pas d'autre part nous prononcer sur les recherches de Cuningham (*Studies of the Reproduction and Development of Teleostean Fishes occurring in the Neigbourhood of Plymouth*, in *Journal of the Marine Biological Association*, Marsh 1889). M. Cuningham n'arrive que par des rapprochements à établir après Raffaele que les œufs de la sardine sont flottants. Malheureusement il ne donne aucune indication sur la structure de la membrane vitelline pouvant seule justifier ces rapprochements. Notons toutefois qu'il arrive de son côté aussi à établir que la ponte de la sardine, en tout état de cause, se fait loin des côtes. Il croit les œufs pélagiques, nous persistons à penser qu'ils sont comme ceux de l'alose plus denses que l'eau où ils sont pondus. — On trouvera en tout cas dans le travail de M. Cuningham l'historique complet de la question.

Quant à nous, notre attention s'est portée cette année d'une façon toute spéciale sur les Sardines qui visitent notre côte océanique en hiver, et dont aucune étude suivie n'avait encore été faite jusqu'à ce jour.

Nous exposerons d'abord le « régime »[1] de la Sardine de rogue en 1889, puis les données que nous possédons désormais sur la Sardine d'hiver.

Sardine de rogue.

Nous donnons, comme nous l'avions déjà fait pour 1888[2], le tableau général du régime de la sardine sur la côte océanique, d'après le bulletin si intéressant publié par la maison Lamirault, près de laquelle nous avons toujours trouvé le concours le plus aimablement empressé (Voy. Annexe C).

Un des caractères les plus saillants du régime de la sardine en 1889 est peut-être de n'avoir pas présenté la diminution de volume qu'offre communément la Sardine en juillet, ou en d'autres termes de ne pas nous montrer l'apparition en juillet de ces Sardines plus petites que nous avons désignées sous le nom de *poisson de juillet* (Voy. *Rapport pour 1888*, Annexe F). Nous avions d'ailleurs signalé une exception du même genre pour 1864 où ce poisson fit également défaut.

Le régime de la sardine en 1889 a différé complètement du régime de 1888 et présenté, au contraire, une analogie assez grande avec le régime de 1887 : on y retrouve, d'ailleurs comme tous les ans, ce qu'on pourrait appeler les *constantes* du phénoméne, telles que nous les avons antérieurement fait connaître.

Ainsi :

1° Selon la règle invariable, la Sardine pêchée aux Sables s'est maintenue plus petite que la Sardine pêchée plus au nord.

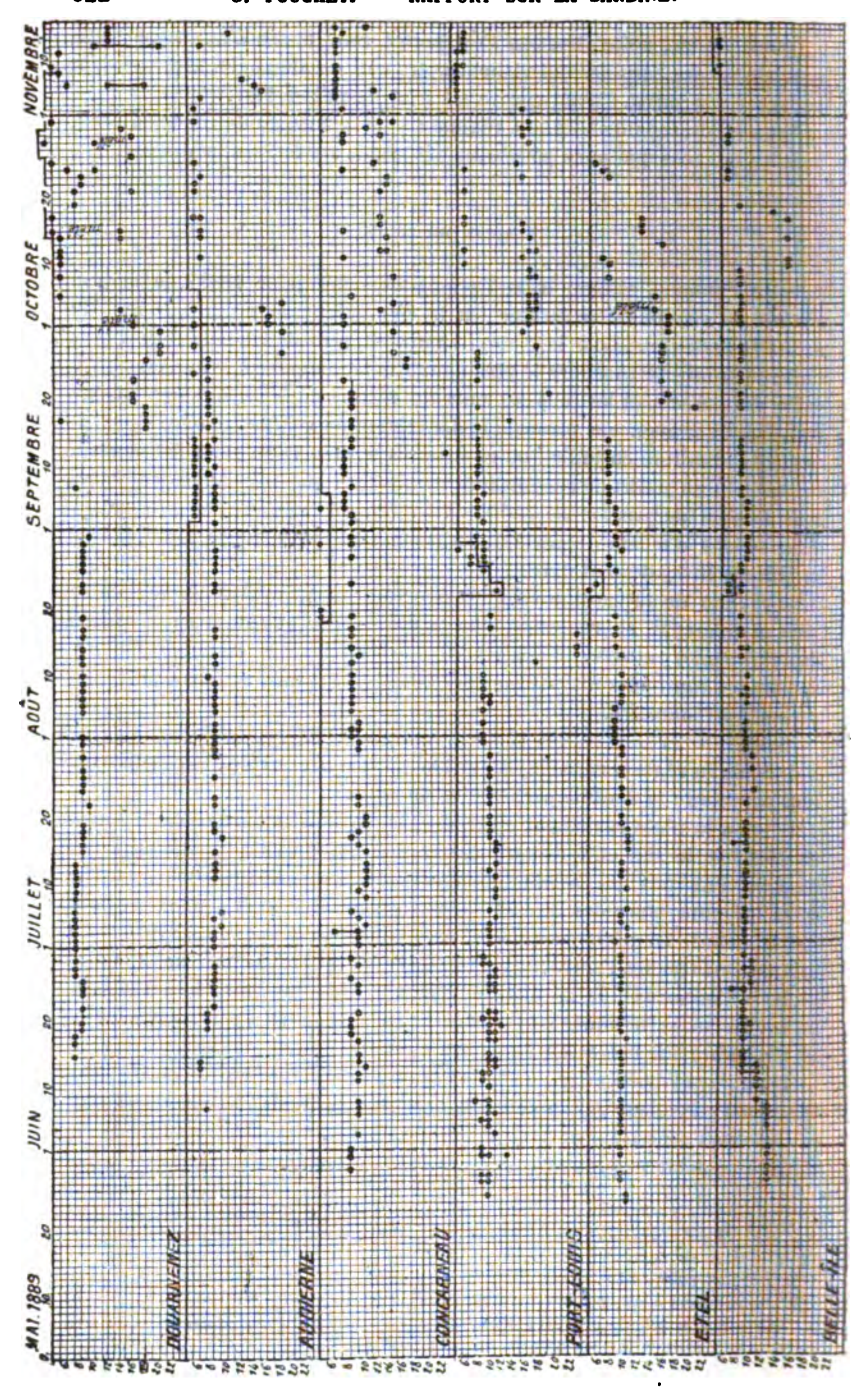
2° Selon la règle également invariable, la Sardine de rogue s'est montrée en 1889 par le sud et a disparu par le sud. Nous avons insisté déjà sur l'intérêt d'un fait qui semble en opposition avec toute relation à établir entre la température des eaux et l'apparition des bancs de jeunes Sardines sur la côte[3]. La pêche commence aux Sables le 3 mai. Des Sables à la baie de Douarnenez l'apparition du poisson se fait progressivement. On le pêche à Concarneau le 29 mai, le 6 juin à Audierne, le 15 juin à Douarnenez. La pêche terminée aux Sables le 15 septembre finit seulement le 15 novembre sur la côte du Finistère.

Comme trait particulier du régime de la sardine en 1889, on doit signaler le suivant : Pendant tout le début de la pêche jusqu'au 15 août, le poisson se maintient sensiblement de la même dimension. A partir de cette date un trouble profond se produit sur la côte du Finistère. On voit arriver des

1. J'ai appelé « régime » de la Sardine les variations de dimensions et d'abondance de la sardine de rogue sur les lieux de pêche.

2. *Rapport pour 1888.*

3. Nous disons « qui semble » en raison de l'ignorance où nous sommes encore de la distribution exacte de la température dans les eaux de l'Océan devant les côtes de France. Voy. les conclusions à la fin du présent *Rapport*.


NOVEMBRE
OCTOBRE
SEPTEMBRE
AOÛT
JUILLET
JUIN
DOUARNENEZ
AUDIERNE
CONCARNEAU
PORT-LOUIS
ETEL
BELLE-ÎLE

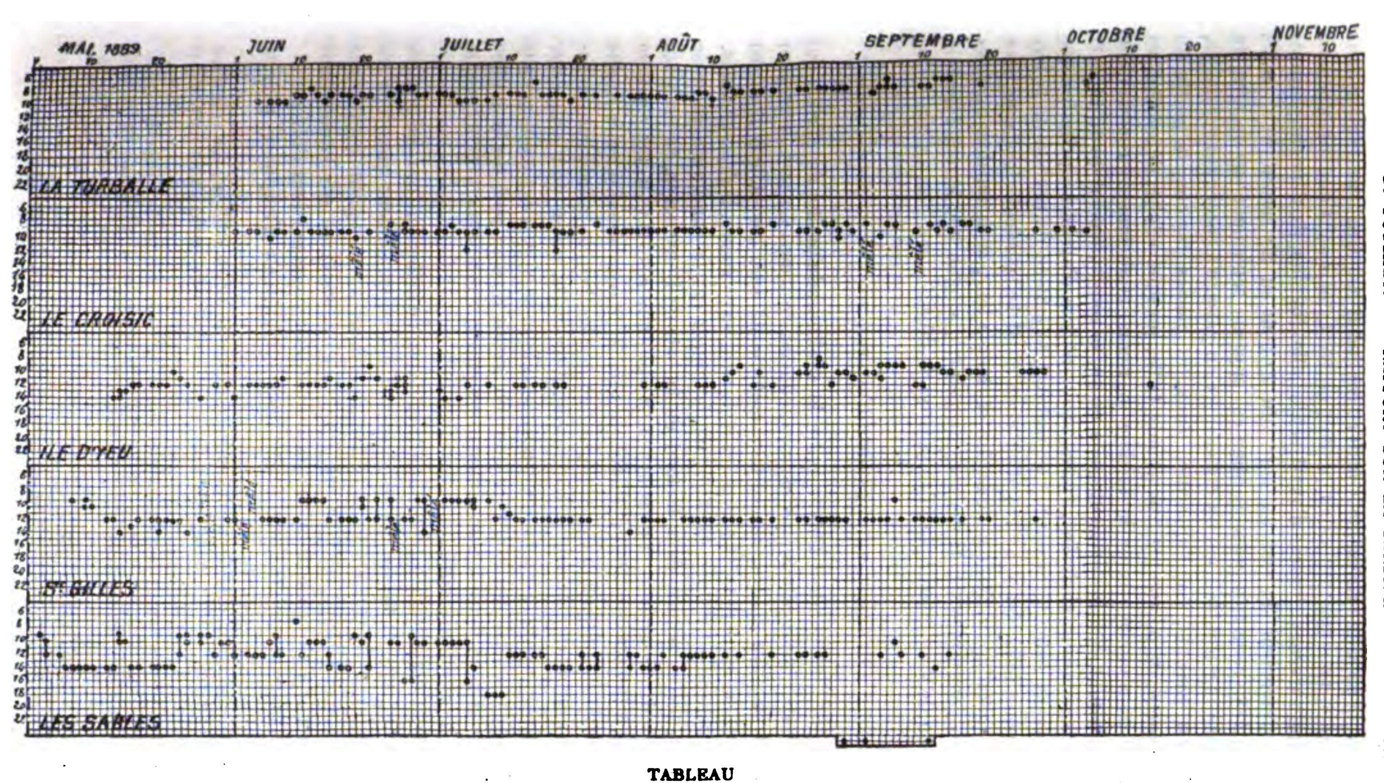


TABLEAU
Du régime de la sardine de rogue en 1889 (voy. p. 624).

bancs de poisson extrêmement petit et comme il est rare d'en pêcher dans l'Océan [1]. Le même fait s'était produit en 1887, mais sans que les bancs de Sardine survenant fussent d'aussi petite taille. De plus, ils s'étaient montrés progressivement du sud au nord (du 20 août au 20 septembre), tandis qu'en 1889 cette très petite Sardine est apparue seulement sur la côte du Finistère. Le trouble dans les dimensions du poisson a encore été augmenté, s'il est possible, par l'apparition dans les mêmes régions, à partir du 10 octobre, de poisson de très grande taille, presque adulte, dépassant les dimensions ordinaires de la sardine de rogue, et atteignant presque celle de la sardine dite de dérive et qu'on ne pêche communément qu'en hiver [2].

Nous donnons ci-dessus, réduit en graphique d'après un principe que nous avons antérieurement fait connaître [3], le tableau du régime de la sardine pour 1889. On y suivra d'un coup d'œil les particularités que nous venons d'indiquer. Pour chaque lieu et chaque jour, la dimension du poisson est déterminée par la distance du point à la ligne inférieure, depuis le poisson de 2 au quart [4] jusqu'au poisson de 30 au quart.

SARDINE D'HIVER.

On sait que pendant l'hiver, outre la sardine adulte dite de dérive, qui est régulièrement pêchée, on capture toujours de temps à autre et plus ou moins près du rivage, un certain nombre de sardines isolées dont les dimensions ne dépassent pas celles de la sardine de rogue. Il s'est, toutefois, produit pendant l'hiver 1889-90, un fait assez exceptionnel : un banc de sardines s'est montré dans le fond de la baie de Douarnenez. Sa présence nous avait été signalée et nous avons chargé notre assistant M. Biétrix de se rendre à Douarnenez où il a trouvé près de M. le commissaire de la Marine et près de M. Le Guillou de Penanros l'accueil le plus empressé. Les circonstances où s'est présenté ce banc (Voy. ANNEXE D), qu'on doit considérer peut-être simplement comme s'étant attardé sur la côte, n'ont d'ailleurs jeté aucune lumière nouvelle sur ce que l'on savait d'autre part de la sardine d'hiver pêchée dans les conditions ordinaires, c'est-à-dire à la dérive, et quelques mois plus tard.

L'étude des sardines provenant de ce banc, de celles qui ont été recueillies à Concarneau même ou qui nous ont été obligeamment envoyées des divers points de la côte, nous permet de donner *pour la première fois* une série d'observations continue sur la sardine qui stationne sur la côte française ou la visite en plus ou moins grande abondance pendant l'hiver.

La nature même de cette étude nous contraignait d'empiéter, pour la

1. On pourrait le considérer comme le « poisson de juillet » faisant son apparition tardive. Ce petit poisson s'est montré également aux Sables, mais on ne l'a pêché ni au Croisic ni à Belle-Isle.

2. L'écart de volume du poisson pêché aux mêmes dates a pu être exprimé industriellement par les nombres respectifs 30 et 2, c'est-à-dire qu'il fallait soit 30 sardines pour remplir la boîte de conserves d'une capacité déterminée dite « d'un quart », soit 2 seulement.

3. Voy. *Rapport pour 1888.*

4. Voy., pour les poids et les dimensions de ces Sardines, *Rapport pour 1888.*

présenter dans son ensemble, d'une année sur l'autre. Nos observations s'étendent du 1er janvier 1889 jusqu'au moment où a commencé la pêche de rogue, et du moment où celle-ci a fini jusqu'au 9 juillet de la présente année 1890. Nous avons cru devoir les pousser aussi loin en raison de la présence sur la côte de sardines adultes ou presque adultes jusqu'à cette époque. (Voy. ANNEXE E.)

Nous n'avons pas besoin de rappeler que ce document, comme tous ceux du même genre, concerne non la sardine existant, mais la sardine pêchée. Il n'en peut être autrement. Pendant toute la seconde partie de cette longue observation, depuis la fin de la pêche à la rogue en 1889 jusqu'au mois de juillet 1890, nous avons noté, chaque fois que cela nous a été possible, non seulement la taille et le poids du poisson, mais la présence ou l'absence de graisse, la nature du contenu de l'estomac, l'apparence des organes génitaux et enfin spécialement l'état de maturité des œufs, dont le diamètre a été mesuré avec le plus grand soin au microscope [1].

L'évolution de ceux-ci étant connue par nos recherches antérieures, nous avions une base d'évaluation offrant quelque garantie pour déterminer si les femelles étaient ou non près de l'époque de leur ponte.

Nous avons essayé de transcrire graphiquement (voy. ci-contre) nos observations sur ce sujet, en donnant en regard dans un même tableau les tailles des femelles observées et à un grandissement déterminé les diamètres des ovules les plus près de la maturité trouvés dans leurs ovaires. On remarquera toutefois que pour donner une idée juste du développement relatif des œufs, les lignes auraient dû être proportionnelles à leur cube plutôt qu'à leur diamètre [2].

Nous n'avions pas à nous préoccuper de la sardine de rogue qui est un animal jeune et par conséquent ne présentant jamais d'œufs à maturité quoique ceux-ci puissent offrir des états assez différents de développement.

Les œufs à maturité ne peuvent se trouver et ne se trouvent en effet que sur la sardine approchant de toute sa taille.

Les plus petites sardines qui nous aient présenté des œufs à maturité, mesuraient 193 millimètres (3 avril).

Les sardines en état de pondre, avec les œufs à maturité, ne se sont montrées à nous jusqu'ici qu'en mai (1888) [3] et en avril (1890) [4]. Ce temps de l'année correspond d'ailleurs au dire des pêcheurs, qui rapportent en général à la fin de la pêche de dérive la présence de sardines abondamment *grainées* et laissant échapper leur graine dans le fond du bateau.

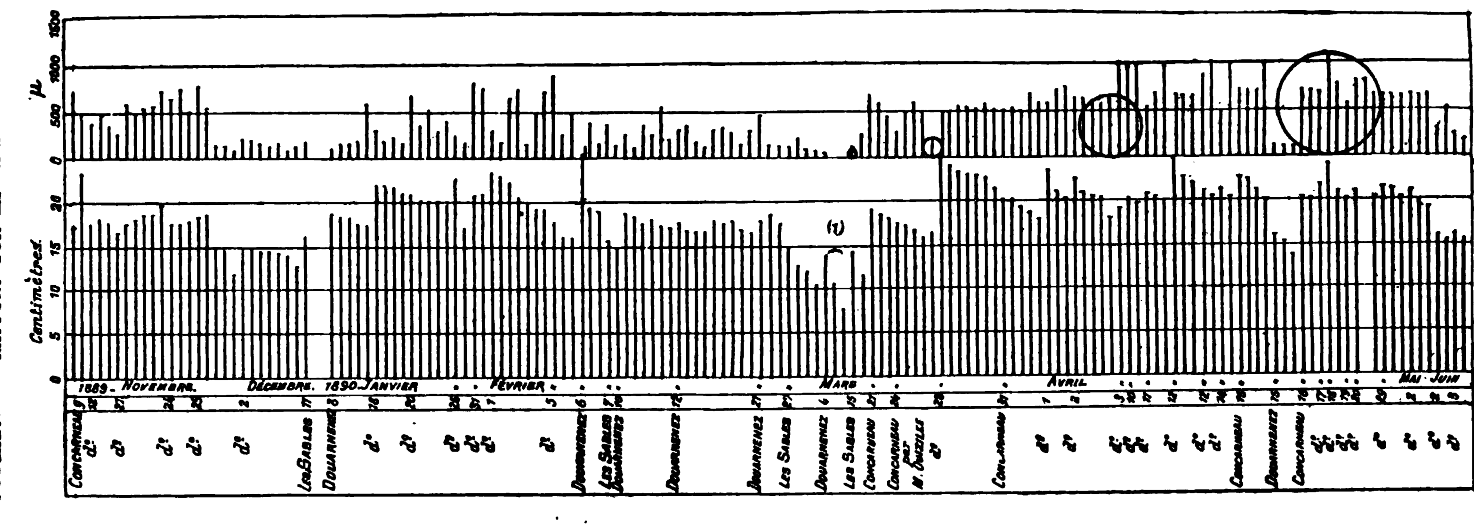
Il est, à coup sûr, remarquable que la sardine prête à pondre se montre

1. Je dois ici mentionner tout spécialement le concours de chaque instant pour des constatations souvent fastidieuses que j'ai trouvé près de mon assistant M. Biétrix.

2. Nous avons essayé de corriger en partie cet inconvénient, en figurant, pour un certain nombre des diamètres indiqués, le grand cercle correspondant, qui n'est lui-même que la projection de la sphère représentant le volume de l'œuf.

3. Voir *Rapport pour 1888*. Annexe C.

4. Pour 1889 nous n'avons pas d'observations du diamètre des œufs, mais c'est sans aucun doute en avril et en mai qu'on eût également rencontré les œufs mûrs, vers l'époque où s'est montré comme en 1888 et en 1890 le poisson de la plus grande taille.



1. Douze sardines entre ces dimensions ; on n'a pas recherché les femelles.

SARDINE D'HIVER.

Tableau donnant en regard la taille des animaux en centimètres et le diamètre des plus gros œufs en millièmes de millimètres.

ainsi sur nos côtes à une époque déterminée de l'année, en dehors de laquelle les sardines de la plus grande taille qu'on trouve, paraissent toujours avoir pondu, leurs ovaires ne renfermant que des ovules très jeunes. Une sardine de dérive pêchée à Douarnenez le 6 février 1890 et mesurant 26 centimètres a des ovules de 150 μ. Une sardine de 24 centimètres, pêchée à Boulogne au mois de décembre 1889 et que veut bien nous remettre M. Sauvage, a des ovules mesurant 200 μ. — Il y a là, évidemment, au moins en apparence, un argument contre l'opinion que nous défendons que la sardine océanique n'a pas une époque de ponte fixe. Mais outre que le nombre des constatations positives semblant indiquer une époque de ponte fixe est encore bien restreint, puisque nous ne connaissons jusqu'ici que les deux indiquées ci-dessus, on peut faire valoir en faveur de notre opinion les raisons suivantes qui nous paraissent décisives :

1° Il importe de noter avant tout que la présence de ces sardines de dérive prêtes à pondre est toujours très passagère. Le tableau de nos observations, le simple examen du graphique que nous donnons mettent en évidence ce fait que la taille même du poisson de dérive et l'état de développement des œufs changent d'un jour à l'autre, en d'autres termes, que le poisson d'hiver, c'est-à-dire la sardine adulte, se renouvelle sans cesse sur les lieux de pêche et présente comme la sardine jeune ou sardine de rogue un continuel déplacement.

2° De même nos observations poursuivies de janvier à avril pendant deux années de suite, ne permettent en aucune façon de suivre un développement quelconque des ovules en fonction du temps. — On ne voit pas les œufs grossir jusqu'à l'époque où nous les avons trouvés à maturité. On ne voit pas davantage que les femelles de grande taille prises après cette époque jusqu'au mois de juillet soient à l'état de vacuité, aient pondu. Nous pouvons citer le fait suivant : on nous signale le 19 mai la capture de nombreuses sardines gonflées d'œufs mûrs, dans la baie de Concarneau. Le 25 mai, sur 4,500 sardines pêchées à la dérive sur le même lieu de pêche, il ne se trouve pas une seule femelle prête à pondre, et elles ne sont pas davantage dans un état de complète vacuité[1].

Le fait que les sardines, ou pour parler plus juste « des sardines » prêtes à pondre se montrent habituellement sur nos côtes plutôt pendant les mois d'avril et de mai, n'est pas en définitive plus singulier et est tout aussi inexplicable dans l'état actuel de nos connaissances que les autres particularités de l'histoire mystérieuse de cette espèce.

Rappelons encore qu'on n'a jamais trouvé d'œufs de sardines dans la mer à Concarneau quoique notre attention fût spécialement appelée sur ce point et enfin, qu'on ne rencontre jamais non plus sur la côte océanique la jeune sardine connue dans la Méditerranée sous le nom de « poutine ». Ce sont là autant de raisons décisives qui doivent faire admettre que la ponte de la sardine océanique et les premiers mois de son existence se passent dans des régions encore inconnues de l'Atlantique, soustraites à l'influence

1. Il va sans dire que nous entendons ici par état de vacuité simplement l'état de l'ovaire ne contenant que des ovules extrêmement jeunes.

solaire. Celle-ci gouvernerait la venue du poisson à la côte, mais n'en gouvernerait pas la reproduction. — La sardine reste donc pour nous une espèce essentiellement pélagique.

Notre collègue au Muséum, M. le professeur Vaillant, dans un *Rapport* présenté au Comité des pêches dont nous n'avons pas l'honneur de faire partie, a cru pouvoir s'arrêter à un terme moyen entre cette opinion et d'anciennes croyances qu'aucun fait n'a jamais justifiées, et qui n'avaient d'autre mérite que de donner une sorte de raison d'être aux tendances qui régnaient encore il y a trois ans sur l'opportunité de protéger l'espèce. M. le professeur Vaillant admet que la sardine est un poisson mi-sédentaire, entendant par là que « les bancs de sardines s'éloignent *probablement* peu du « littoral et se bornent à effectuer des excursions peu étendues dans leurs « provinces réciproques, gagnant la profondeur de la mer pendant la mau- « vaise saison ou s'écartant des côtes pour chercher leur nourriture. »

Or, tout indique, au contraire, comme on vient de le voir, que la sardine vit la plus grande partie de son existence loin des côtes et loin de la surface. S'il en était autrement, sa présence se manifesterait sans doute occasionnellement de temps à autre aux hommes de mer qui n'auraient pas manqué de la remarquer. — Peut-être cette expression de « mi-sédentaire », par l'ambiguïté même qu'elle consacre, était-elle propre à devenir, plus que ne le voulait M. Vaillant, une arme pour les partisans déclarés des mesures destinées à protéger les espèces dites sédentaires [1].

En tout cas si cette qualification de mi-sédentaire peut s'appliquer à la rigueur à des espèces, comme la langouste, qui remontent à certaines époques des grands fonds à la limite des eaux où le pêcheur peut pratiquement mouiller ses casiers, elle ne saurait en aucune façon convenir à une espèce qui n'est point tributaire du fond, et dont le déplacement d'après ce que nous connaissons est en quelque sorte permanent : quand elle disparaît de la côte nous n'avons aucune raison, absolument aucune, de la supposer réfugiée à quelques milles seulement, en dehors de la portée de nos engins.

Il est certain que des individus et même des bancs, comme on l'a vu dans la baie de Douarnenez, peuvent rester à la côte en hiver, ou plutôt la visiter. Mais sans doute il faut les considérer comme ces *traînards* et ces *égarés* que laissent après elles les espèces animales à migrations parfaitement définies. Quant à l'application pratique, peu importe en définitive que la sardine se retire à 20 milles de la côte, ou à 200 milles. Le fait important, c'est qu'elle est en dehors de la portée du pêcheur et que demeurât-elle encore exposée à nos engins de capture scientifique, elle se dérobe absolument aux procédés de la pêche industrielle.

Tel est aujourd'hui le bilan de nos connaissances sur la sardine. Elles ont suffi du moins à démontrer que l'action des hommes était impuissante à provoquer une diminution de l'espèce; qu'il était par suite inutile de recourir à aucune mesure pour la protéger; que les réglementations à appor-

1. Il n'est pas question ici, bien entendu, des espèces qui vivent fixées.

ter à la pêche de la sardine n'avaient à s'inspirer que des convenances sociales et économiques.

On peut maintenant se demander, surtout en présence des transformations éventuelles de l'industrie sardinière [1], s'il n'y aurait point un intérêt à pousser plus avant les recherches sur le mode d'existence d'une espèce dont la pêche fait vivre une partie importante de notre population maritime. Peut-être ne serait-il pas impossible de découvrir dans quelles eaux se tient communément la sardine en dehors des lieux de pêche, dans quelles eaux elle pond et grandit. Peut-être serait-on conduit de la sorte à quelque importante application pratique. Cette recherche ne paraît pas impossible et il semble tout d'abord, d'après l'exemple déjà donné à l'étranger pour la morue [2], qu'on puisse beaucoup attendre, comme nous l'avons dit ailleurs [3], d'une détermination qui n'a point été encore faite de la distribution de la température selon l'époque de l'année et selon la profondeur dans les eaux de l'Océan devant les côtes de France. Combinée à des moyens de recherche appropriés sur la présence des bancs de sardines, une telle étude conduirait certainement à des indications en tout cas précieuses pour l'avancement des sciences et dont la pratique à son tour apprendrait sans doute vite à profiter.

Une semblable recherche ne nécessiterait qu'un matériel expérimental peu coûteux à bord d'un navire dont les courses au large ne dépasseraient jamais 200 à 300 milles. Quel que soit le résultat d'une telle entreprise, elle ne pourrait apporter en tout cas qu'un contingent utile et d'une grande portée scientifique, à la connaissance de la côte française. Nous nous permettons d'ajouter, monsieur le Ministre, que nous serions hautement honoré si vous vouliez bien nous confier une telle mission, en demandant pour elle le concours de votre collègue de la Marine.

Veuillez agréer, monsieur le Ministre, etc.

G. POUCHET.

1. Deux fois déjà des tentatives ont été faites pour concentrer la plus grande partie de la fabrication des conserves de sardine dans la main de compagnies puissantes.

2. La morue aux Lofoten ne quittant jamais la couche d'eau de température comprise entre 5° et 6°, M. Mohn, l'éminent directeur de l'Institut météorologique de Christiania, réclamait naguère la présence continue pendant la saison de pêche, d'un navire de la marine royale chargé de relever par des sondages thermométriques la position *exacte* de cette couche d'eau et d'indiquer sa profondeur aux pêcheurs.

3. Voy. *La sardine de la Méditerranée*. Rev. scient. 10 mai 1890.

ANNEXE A

L'œuf de la sardine, par M. BIÉTRIX.

Cette note est destinée à servir de complément aux explications données par M. le professeur Pouchet dans son *Rapport sur le fonctionnement du laboratoire de Concarneau* (Année 1889). L'observation de nombreux individus de cette année à maturité nous a permis d'étendre les notions acquises sur la structure de l'œuf de la sardine; nous y joindrons des indications sur un point de la structure générale de l'ovaire.

Ovaire. — La grande masse de l'ovaire est constituée par les œufs : la charpente lamineuse et le réseau vasculaire n'en forment qu'une très faible portion et leur importance est d'autant moindre que les œufs sont plus près de leur maturité. — Une fine membrane conjonctive enveloppe la masse de l'ovaire, contenant dans son épaisseur les troncs vasculaires principaux : de sa face profonde se détachent les fines cloisons lamineuses de la charpente interne et les capillaires qui vont former autour des œufs des lacis très serrés. Les jeunes ovules ne sont séparés que par des tractus de tissu conjonctif lâche, tandis que les ovules plus âgés sont au contraire enfermés chacun dans une loge à parois minces doublée intérieurement d'un épithélium pavimenteux à une seule couche. Sur des coupes de l'ovaire non mûr, fixé par l'alcool, les ovules rétractés dans le centre des loges laissent voir nettement cet épithélium resté adhérent à la cloison conjonctive; lorsqu'on dissocie l'ovaire dans un liquide approprié (liqueur de Müller ou sérum), on le voit presque toujours se détacher avec la vitelline et recouvrir celle-ci soit entièrement, soit par lambeaux plus ou moins étendus. Les injections poussées par l'artère ovarique complètent ce qu'on peut connaître de cette structure fort simple de l'ovaire : chaque œuf est entouré d'un abondant réseau de capillaires dont les troncs afférents et efférents sont contenus dans les cloisons et dans la membrane péritonéale. Il résulte de cette disposition que les ovules avant maturité sont assez fortement maintenus en place et présentent une certaine résistance à l'isolation.

Avec la maturation des œufs, la structure de l'ovaire subit des modifications importantes. Cette maturation n'atteint pas tous les œufs en même temps, mais seulement certaines parties de l'ovaire et, semble-t-il, toujours suivant une même marche. Sur une sardine de 211 millimètres, l'ovaire gauche examiné par sa face interne (viscérale) n'offre d'ovules mûrs que dans une portion restreinte formant une bande assez étroite du hile à l'extrémité postérieure. En ce point les œufs, volumineux, apparaissent polyédriques par pression réciproque; la membrane péritonéale les recouvre sans leur adhérer par le moindre tractus parti de sa face profonde. Au microscope elle se montre comme une lame fibreuse homogène, épaisse de 7 à 8 μ, avec des

vaisseaux atrophiés dont la paroi se confond avec le tissu voisin. Les ovules mûrs n'offrent de lien ni entre eux ni avec la membrane d'enveloppe; ils tombent lorsque celle-ci est rompue. Dans tout le reste de l'étendue de la face interne, les ovules sont plus jeunes, de diamètre inférieur à 800 μ : la membrane péritonéale y adhère fortement par les nombreux tractus fibreux partant de sa face profonde et surtout par d'abondants vaisseaux qui pénètrent dans la masse des ovules : elle offre en outre, au microscope, une disposition réticulée de ses faisceaux fibreux disparue dans son autre portion et les vaisseaux s'y montrent avec leur aspect normal.

Dans toute l'étendue de la face interne (pariétale) de l'ovaire, les œufs superficiels sont mûrs et la membrane péritonéale non adhérente, le développement des ovules étant plus avancé dans la moitié antérieure que dans la postérieure. On se rend aisément compte que les ovules mûrs ne sont maintenus en place que par la membrane péritonéale et par les masses d'ovule plus jeunes entre lesquelles ils se trouvent dans la profondeur : un léger courant d'eau les chasse.

Œuf. — L'œuf parvenu à maturité est une sphère réfringente mesurant 1100 à 1200 μ de diamètre. Une sardine dont les ovaires pèsent ensemble 16 grammes compte environ 12 000 œufs mûrs. La densité de ceux-ci est supérieure à celle de l'eau de mer et de la liqueur de Müller (c'est-à-dire à 1008). Nous avons à étudier dans cet œuf la membrane vitelline, le corps vitellin et la vésicule germinative.

Vitelline. — Sur l'œuf frais c'est une membrane très réfringente nettement séparée en deux zones, une externe, la *cuticule*, homogène, épaisse de 1 μ, et une interne plus épaisse (4 à 6 μ), que l'on voit généralement à la coupe optique striée parallèlement à sa surface; nous désignerons cette dernière sous le nom de *vitelline interne.*

La manière dont la cuticule se comporte en présence des réactifs montre qu'elle diffère par sa nature de la vitelline interne. A l'état frais ou conservée dans le liquide de Müller, elle est épaisse de 0,8 à 1 μ, hyaline, plus réfringente que la vitelline interne. La macération dans l'eau pendant quelques jours l'isole de la membrane adjacente dont elle se détache par lambeaux : traitée alors par le picro-carmin, elle se colore en rose, tandis que la vitelline interne, gonflée, demeure incolore. La cuticule se voit encore très bien dans les préparations fixées par l'acide osmique, où elle se distingue par sa grande réfringence et sa coloration moins accusée que celle de la vitelline interne.

La potasse diluée gonfle fortement cette dernière, qui semble disparaître, et la cuticule apparaît comme isolée, légèrement gonflée elle-même par le réactif (1 μ, 2). On observe le même fait après l'action de l'acide acétique; si on fait succéder ce réactif à la solution de potasse, la cuticule diminue jusqu'à n'offrir plus qu'une épaisseur de 0 μ, 7. Cet amincissement se produit d'une manière beaucoup plus marquée encore lorsqu'on expose aux vapeurs d'acide osmique la cuticule gonflée par la potasse (0 μ, 3). La résistance aux actions altérantes est beaucoup plus grande pour la cuticule que pour la vitelline interne : sur une membrane gonflée par le séjour dans

le sérum artificiel, la cuticule seule se montre intacte tandis que la vitelline interne existe en lambeaux déchiquetés.

La vitelline interne, examinée fraîche ou fixée par la liqueur de Müller, laisse reconnaître le plus souvent sur sa coupe optique une fine striation concentrique, à stries plus serrées au voisinage de la cuticule : parfois aussi, cette striation peut ne pas être distincte et la membrane offrir un aspect complètement homogène : après macération de deux ou trois semaines dans l'eau la vitelline, sensiblement gonflée, montre encore nettement sa striation; on ne la voit pas sur des préparations fixées par une solution faible d'acide osmique.

Très généralement la membrane examinée à plat présente à sa face profonde un dessin formé par des crêtes interrompues, plus ou moins sinueuses, souvent fusiformes, entrecroisées sous des angles variables et qui, sur certains œufs, ont été comparées par M. Pouchet à un ouvrage de vannerie. Ce dernier aspect n'est pas constant et se présente même dans la minorité des cas. Parfois la vitelline est dépourvue de tout dessin, unie dans toute l'étendue de sa face interne. L'absence ou la présence de crêtes est indépendante de l'action des réactifs; très variables dans leur abondance, leur forme, leur étendue, leur orientation, elles diffèrent fréquemment d'un point à un autre de la même vitelline. Sur la coupe optique, elles apparaissent comme des saillies irrégulières de la limite interne de la membrane, celle-ci demeurant plane sous la cuticule ou n'offrant à ce niveau que des ondulations peu marquées. Étroites, nombreuses et très prononcées sur certains œufs, elles sont, sur d'autres, surbaissées, étoilées, plus distantes. Souvent elles se coupent suivant deux directions perpendiculaires, donnant l'aspect que nous rappelions ci-dessus ; ou bien elles sont orientées en traînées parallèles; parfois elles sont rares, très espacées à la surface de la membrane.

La forme de ces saillies à la coupe optique ne permet pas de les considérer comme de simples plis de la vitelline : mais on ne doit peut-être voir là qu'un phénomène d'altération de la membrane [1], soit qu'il y ait rétraction de la cuticule, ou gonflement de la portion interne de la vitelline. Des œufs sortant de l'ovaire montrent leur vitelline garnie de crêtes et, quelques minutes après, celles-ci ont disparu dans la plupart des œufs. Il se produit sans doute un affaissement de la masse qui tend et déride la face observée de la vitelline. On observe d'une manière assez générale ce même fait sur des œufs légèrement comprimés entre lame et lamelle. Sur l'œuf écrasé la vitelline se couvre d'un dessin de crêtes fines et serrées; à mesure que l'œuf se vide on voit les saillies s'accuser et se rapprocher.

La putréfaction détruit la vitelline interne assez rapidement. L'acide osmique la colore et, après son action, on ne voit pas de striation. Par la potasse à 40 0/0 il y a gonflement de la vitelline interne, dont la striation s'accuse d'abord; puis le gonflement augmente jusqu'à ce que la membrane ait cinq ou six fois son épaisseur primitive : les stries ont alors disparu. Par addition

1. Les œufs n'ont pu être examinés que sur des sardines pêchées depuis plusieurs heures et dans de mauvaises conditions de conservation.

d'eau la membrane devient indistincte à sa limite interne. L'acide acétique agit comme la potasse.

L'aspect que nous venons de décrire est celui que l'on observe sur l'œuf arrivé à maturité ou peu éloigné de cet état, c'est-à-dire sur l'œuf de 800 à 1200 μ. Dans les ovules plus jeunes la structure est différente.

Sur des ovules de 500 à 800 μ la vitelline est épaisse de 3 à 9 μ. La cuticule (0 μ, 6 à 1 μ) n'offre rien de particulier. La vitelline interne, au lieu de la pâle striation concentrique que nous avons observée sur l'œuf mûr, présente une striation perpendiculaire très accusée (stries distantes de 1 μ environ). Extérieurement on voit le plus souvent la cuticule recouverte d'un épithélium à un seul rang de cellules polygonales, mesurant 10 à 12 μ de largeur et 4 à 5 μ d'épaisseur, granuleuses, à noyau arrondi de 5 à 6 μ de diamètre. Ce revêtement cellulaire provient de la loge ovarique et, sur des coupes transversales de l'ovaire, on le voit séparant la cuticule de la lame fibreuse pariétale. La striation donne, sur la membrane mise à plat, l'aspect d'un dessin formé de points clairs que séparent des zones obscures.

On peut reconnaître la vitelline interne sur des œufs de 260 μ; mais en général on ne peut affirmer son existence que sur des œufs ayant au moins 350 μ, où elle est pourvue de stries radiaires. Les œufs de diamètre inférieur (jusqu'à 100 μ) ne montrent qu'une fine cuticule. Enfin sur les plus petites cellules ovulaires on n'aperçoit aucune membrane d'enveloppe.

Corps vitellin. — Le contenu de l'œuf mûr se compose, outre la vésicule germinative, que nous décrirons à part : 1° de grosses sphères hyalines, incolores, tangentes les unes aux autres et formant la majeure partie du vitellus; 2° d'une masse finement granuleuse qui comble leurs intervalles; 3° de sphères beaucoup plus petites situées sous la vitelline en une couche d'épaisseur variable et cimentées par la même matière granuleuse; 4° d'une sphère unique, voisine par ses dimensions des grosses sphères vitellines, mais plus réfringente, de couleur légèrement ambrée et de nature graisseuse.

Les grosses sphères vitellines mesurent en diamètre 50 à 200 μ, en moyenne 120. Sur le frais leur contour est très faiblement accusé. Elles sont tangentes ou séparées des sphères voisines par une couche de matière granuleuse. Celle-ci est aussi très réfringente et son état granuleux à peine accusé. L'action des réactifs différencie plus nettement les sphères vitellines de leur gangue granuleuse, par exemple, dans des œufs fixés par l'acide osmique faible ou la liqueur de Müller, l'alcool; les sphères vitellines plus ou moins déformées, devenues irrégulièrement polyédriques et opaques, se détachent facilement par la dissociation de leur loge protoplasmique dont la matière montre nettement son aspect finement granuleux, avec quelques rares granulations plus volumineuses. Par l'acide osmique les sphères vitellines se colorent en brun très foncé tandis que la matière interposée demeure faiblement teintée. La potasse à 40 0/0 rend les œufs opaques et en même temps il y a contraction et déformation des sphères vitellines dont les contours ne sont plus régulièrement sphériques. L'addition d'eau rend à l'œuf

sa transparence en augmentant légèrement son volume; les sphères vitellines, réunies en amas mûriforme au centre de l'œuf, reprennent leur forme régulière : la matière granuleuse semble avoir entièrement disparu, mais elle n'est que gonflée et on la voit avec un fort objectif à immersion. L'action de la potasse diluée se prolongeant, les sphères vitellines se fusionnent en une masse jaunâtre, transparente, où l'on ne distingue plus que la limite de quelques-unes. Après l'addition d'une nouvelle quantité d'eau, il ne reste visible que la sphère graisseuse et la cuticule; cependant l'opalescence de l'œuf indique qu'il est encore rempli de son vitellus devenu homogène. L'addition d'acide acétique fait immédiatement réapparaître les sphères vitellines, mais contractées, déformées, colorées en bistre et très finement granuleuses. Les grosses sphères vitellines fraîches se dissolvent dans l'acide acétique — l'alcool les contracte en les rendant granuleuses et opaques. — Bien qu'à la coupe optique elles offrent un double contour, elles paraissent dépourvues de membrane d'enveloppe.

La sphère graisseuse a un diamètre très uniforme dans tous les œufs d'un même individu : d'une sardine à l'autre, ce diamètre varie de 160 à 170 μ, mais le plus souvent, il est de 160 μ. La très grande réfringence de cette sphère, sa teinte saumonée, sa coloration en noir par l'osmium, sa résistance à l'action de la potasse et de l'acide acétique, la distinguent très nettement des autres parties du vitellus, — dans l'œuf mûr elle est périphérique.

A la périphérie du vitellus, sous la membrane vitelline, la matière granuleuse forme une couche continue, plus épaisse que les cloisons qui séparent les sphères. Cette couche contient un grand nombre de petites sphères dont le diamètre varie de 2 μ,5 à 12 μ. Leur réfringence, à l'état frais, pourrait les faire assimiler à des globules graisseux : mais, par l'acide osmique, elles sont à peine teintées en brun pâle, comme la matière granuleuse, tandis que la vitelline est brun très foncé et la goutte graisseuse d'un noir absolu; la constitution de ces sphérules les sépare donc des matières graisseuses et de la substance des grosses sphères vitellines. Par la potasse elles disparaissent en même temps que la matière granuleuse, dès le début de l'action; de même dans l'acide acétique. Lorsqu'on examine la surface d'un œuf frais, on voit ces sphères offrir, les unes un contour très accusé, les autres un contour pâle; ce fait tient à ce que les premières sont situées à la périphérie de la couche granuleuse et les autres incluses dans sa masse. Ces sphères périphériques sont assez inégalement réparties, formant des traînées ou des plaques irrégulières qui recouvrent la plus grande partie de l'œuf.

Sur les œufs mûrs, abandonnés à eux-mêmes pendant 24 heures, on remarque une orientation particulière des éléments du vitellus, qui se produit en dehors de toute action étrangère. Les petites sphères se rassemblent en une masse de 400 à 450 μ de diamètre, au voisinage ou autour de la goutte graisseuse : dans le reste de l'étendue du vitellus on ne voit plus aucune de ces sphères; elles sont incluses dans un amas de la matière granuleuse qui déborde à leur périphérie. Ces amas de sphérules, comme les gouttes graisseuses, sont situés, tantôt au pôle supérieur ou inférieur, tantôt au centre des œufs; dans certains de ceux-ci la condensation est moins com-

plète, une partie des sphères et de leur matière enveloppante est restée étalée en nappe attenant à l'amas. Quand on fait tourner l'œuf, on voit que la masse condensée est presque sphérique.

Le corps ovulaire, avant la maturité, n'offre pas la structure que nous venons de décrire. Sur des œufs de 800 à 900 μ il apparaît formé dans toute sa masse de petites sphères réfringentes, de 4 à 5 μ de diamètre, parmi lesquelles s'en montrent quelques autres, peu nombreuses (une pour plusieurs centaines des premières), dont le diamètre atteint 15 à 20 μ. Outre ces sphérules, qui forment la grande masse de l'œuf, on trouve de fines granulations (0 μ,5 à 2 μ) peu abondantes. A un certain stade se montrent dans le vitellus un petit nombre de corpuscules plus réfringents, de dimensions variables, ordinairement à contour irrégulier, et dont le nombre croît à mesure que l'on observe des œufs plus proches de la maturité, tandis que le volume total en demeure constant. Ces corps, d'abord sphériques, se fusionnent ensuite au centre de l'œuf pour former la goutte graisseuse, puis regagnent de nouveau, sous cette forme, la périphérie, au moment de la maturité. On remarque en outre, dans le corps ovulaire, au stade que nous décrivons, un espace clair, à limite indécise, que les réactifs font reconnaître comme correspondant au noyau; dans un œuf de 750 μ traité par la potasse diluée on ne voit demeurer apparents, après quelques instants, que la cuticule et une petite quantité de granulations graisseuses.

Les petites sphères vitellines que nous venons de signaler se montrent dans l'ovule de 125 à 150 μ avec un diamètre de 5 à 7 μ. On ne les trouve d'abord que dans la portion périphérique du vitellus, puis elles progressent vers le centre et occupent toute la masse de l'œuf.

Sur les œufs de 100 μ et au-dessous le corps est homogène, très finement granuleux, avec parfois de petites gouttelettes éparses.

Vésicule germinative. Pour terminer ce qui concerne la structure de l'œuf, il reste à donner quelques indications sur celle du noyau. Dans un œuf à maturité (1125 à 1250 μ), fixé et coloré par une solution faible de picro-carmin, on le trouve nettement coloré en rose, à contour circulaire, d'un diamètre de 200 à 250 μ. Le plus souvent, il apparaît homogène, uniformément teinté, mais il peut présenter aussi un aspect différent. Un noyau de 250 μ, provenant d'un œuf de 700 μ, se montre avec la structure suivante : il est entouré d'une membrane fine (environ 0 μ,3), irrégulièrement bosselée, mais à contour général sphérique. Un boyau chromatique, teinté en rose pâle par le carmin, le remplit d'un nombre infini de replis enchevêtrés; l'épaisseur de ce filament est en moyenne de 2 μ à 2 μ,5 : de place en place il offre des renflements irrégulièrement sphériques, de 4 μ à 4 μ,5, au nombre de plusieurs centaines. A faible grossissement les sinuosités très serrées du filament donnent au noyau un aspect grossièrement granuleux. Sur des œufs de diamètre supérieur à 200 μ la membrane nucléaire apparaît homogène aux plus forts grossissements. Sur les ovules de 150 à 125 μ on y voit parfois une indication de striation perpendiculaire qui devient très apparente et constamment visible sur les ovules de 100 μ et au-dessous. Ceux de diamètre supérieur offrent assez souvent un nucléole

unique. Sur un ovule de 40 μ coloré frais par le picro-carmin, la vésicule germinative, d'un diamètre de 22 μ, est entourée d'une membrane épaisse de 1 μ, 3 à 1 μ, 4; celle-ci est marquée de stries radiaires, espacées de 1 μ. Dans les ovules de diamètre inférieur à 100 μ ce noyau montre, après fixations par l'alcool, un petit nombre de grosses granulations accolées à la membrane nucléaire et se teintant très fortement par les réactifs colorants. Cet aspect n'est pas constant. Après fixation par d'autres réactifs, acide osmique, liqueur de Müller, ce noyau peut être homogène et il est toujours dépourvu de nucléode à ces stades. Sur les plus petits ovules observés (20 μ) le noyau a un diamètre de 10 μ.

ANNEXE B.

SUR DEUX COCCIDIES DE LA SARDINE, PAR P. THÉLOHAN.

J'avais déjà signalé la présence assez fréquente d'une Coccidie dans le testicule de la Sardine. Depuis, j'ai pu, pendant un séjour de deux mois au laboratoire de Concarneau, tout en continuant mes observations sur ce parasite, constater l'existence chez la Sardine d'une seconde espèce de Coccidie qui envahit les cellules hépatiques.

J'ai retrouvé en abondance la première espèce, dont j'ai donné ailleurs les caractères et pour laquelle j'ai proposé le nom de *Coccidium sardinæ* [1].

Elle est en effet très répandue et chez 80 sardines pour 100 le testicule en est plus ou moins infecté.

Les kystes, remarquables, comme je l'ai déjà signalé, par leurs grandes dimensions, varient de 25 μ à 50 μ de diamètre et renferment quatre spores dont chacune présente deux corpuscules falciformes. On les trouve dans la lumière des canaux séminifères et, au moment de la maturité des testicules, dans le canal déférent. Celui-ci est alors gorgé de sperme présentant des spermatozoïdes très nombreux et absolument normaux, de sorte que ce développement du *Coccidium* ne semble pas gêner sensiblement le fonctionnement de la glande.

J'ai trouvé dans le foie une seconde espèce qui est loin d'être aussi fréquente que la première, puisque je ne l'ai observée que huit fois sur soixante Sardines examinées à ce point de vue.

J'ai pu constater nettement son habitat intra-cellulaire en dissociant des fragments de foie préalablement soumis à l'action du liquide de Flemming et de l'alcool.

Les kystes sont régulièrement sphériques et mesurent 18 μ à 21 μ de diamètre. Ils renferment quatre spores ovoïdes qui présentent 9 μ de grand diamètre et 6 μ de largeur.

Ces spores ont une enveloppe épaisse à double contour très net, qui présente une ligne saillante, une sorte de crête faisant le tour de la spore et passant par les pôles.

Dans le contenu, on distingue, à l'état frais, une zone périphérique et un espace central clair ou occupé par de gros granules d'apparence graisseuse.

Après l'action des réactifs fixateurs et colorants, on constate que chaque

1. P. Thélohan, *Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'Épinoche et de la Sardine.* (Comptes rendus de l'Ac. des sc., séance du 9 juin 1890; — Société de Biologie, séance du 7 juin 1890. — *Annales de micrographie*, t. II, 1890. N° 10, avec 1 pl.)

spore renferme quatre corpuscules falciformes entourant une masse résiduelle centrale ou noyau de reliquat. L'observation de ce fait est rendue assez délicate par la petite taille des corpuscules et leur disposition souvent enchevêtrée.

En résumé cette Coccidie est caractérisée par un kyste renfermant quatre spores dont chacune présente quatre corpuscules falciformes. On remarque que ces caractères ne permettent de la ranger dans aucun des genres actuellement admis. Elle doit, me semble-t-il, prendre place comme type d'un genre nouveau dans les *Oligosporées tétrasporées* de Schneider, à côté des *Coccidium* véritables dont elle diffère par ses spores à quatre corpuscules.

Je dois ajouter que, dans le foie du *Caranx trachurus*, j'ai trouvé une autre Coccidie très voisine présentant le même nombre de spores et de corpuscules.

En tous cas, mes observations sur ces parasites sont actuellement trop incomplètes pour que je puisse proposer pour eux une appellation définitive, et la présente note a seulement pour but de signaler leur existence.

ANNEXE C.

Tableau général du régime de la sardine de rogue en 1889 [1].

1. Nous rappelons que, d'après la mensuration en usage du « tant au quart de boîte », les chiffres les plus élevés s'appliquent au poisson le plus petit. Nous avons indiqué déjà les défectuosités de ce mode de mensuration, défectuosités qui d'ailleurs n'influencent point ici l'expression générale des variations de taille sur les différents lieux de pêche de la côte, aux différents jours de la saison.

Dates.		Les Sables.	St-Gilles.	Ile d'Yeu.	Le Croisic.	La Turballe.	Belle-Ile.	Étel.	Port-Louis.	Concarneau.	Audierne.	Douarnenez.
3 mai	....	9	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
4 —	....	10/12	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
5 —	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
6 —	....	12	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
7 —	....	14	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
8 —	....	14	9	»	»	»	»	»	»	»	»	»
9 —	....	14	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
10 —	....	14	9/10	»	»	»	»	»	»	»	»	»
11 —	....	14	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»
12 —	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
13 —	....	14	12	»	»	»	»	»	»	»	»	»
14 —	....	14	12	14	»	»	»	»	»	»	»	»
15 —	....	9/10	14	13/14	»	»	»	»	»	»	»	»
16 —	....	10	13	13	»	»	»	»	»	»	»	»
17 —	....	14	»	12	»	»	»	»	»	»	»	»
18 —	....	14	12	12	»	»	»	»	»	»	»	»
19 —	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
20 —	....	14	12	12	»	»	»	»	»	»	»	»
21 —	....	14	12/14	12	»	»	»	»	»	»	»	»
22 —	....	14	12	12	»	»	»	»	»	»	»	»
23 —	....	14	12	10	»	»	»	»	»	»	»	»
24 —	....	9/12	12	11	»	»	»	10	»	»	»	»
25 —	....	9/10	14	12	»	»	»	10	9	»	»	»
26 —	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
27 —	....	9/10	12	14	»	»	12	9	8/9	»	»	»
28 —	....	9	»	»	»	»	12	9	8/9	»	»	»

29 —	12	»	12	»	»	12	»	»	8	»	»
30 —	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
31 —	10	12	12	»	»	12	9	8/9-12	8	»	»
1er juin..........	12	12	14	9	»	12	9	8	8	»	»
2 — Dimanche.	»	»	»	»	»	12	»	»	»	»	»
3 —	12	mêlé	12	9	»	»	9	10	»	»	»
4 —	12	mêlé	12	9	10	»	9	9	9	»	»
5 —	12	12	12	»	»	12	9	8/9	»	»	»
6 —	10	12	12	10	10	»	9	9/10	9	»	»
7 —	9/12	12	12	9	10	12	9	9	9	7	»
8 —	12	12	11	9	10	10	9	7/9	9	»	»
9 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
10 —	7	12	»	9	9	10	9	9	»	»	»
11 —	12	9	12	7	9	10	9	8	9	»	»
12 —	10	9	12	9	8	8/10	9	8/9	9	»	»
13 —	10	9	12	9	9	8/10	9	9/10	10	6	»
14 —	10	9	12	9	10	8	9	9/10	9	6	»
15 —	12/14	12	11	9	9	8	9	9	9	»	7
16 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
17 —	14	12	12	9	9	8	10	9/10	9	»	7
18 —	14	12	12	9	9	8	9	9/10	8	»	7
19 —	9	12	14	10	10	8/9	9	9/11	8	7	8
20 —	10	9/10	11	mêlé	9	8	9	8/10	8	7	8
21 —	3/14	12	9	9	9	8	9	9/10	9	7	8
22 —	»	9/12	11	»	»	8	9	»	»	8	8
23 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
24 —	10	9/12	13/14	8	9	6/8	9	9/10	9	8	8
25 —	10	mêlé	12	mêlé	8/10	9	9	9/10	9	8	8
26 —	16	12	12/13	8/9	8	9	9	9/10	8	8	8
27 —	9/16	12	»	9	8	8/9	9	10	8	8	7

Dates.	Les Sables.	St-Gilles.	Ile d'Yeu.	Le Croisic.	La Turballe.	Belle-Ile.	Étel.	Port-Louis.	Concarneau.	Audierne.	Douarnenez.
28 juin............	10	9	»	9	9	9	9	8/9	9	8	7
29 —	10	9/14	»	9	9	8	9	8	8	»	7
30 — Dimanche...	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
1er juillet..........	10	mêlé	13	9	9	8	8	9	9	8	7
2 —	10	9	14	9	9	8	10	9	9	8	7
3 —	10	9	»	8	9	8	10	9	6/9	8	7
4 —	10	9	14	9	10	8	9	9	10	9	7
5 —	10/16	9	12	9/12	10	8	9	10	9	8	7
6 —	14	9/10	»	9	10	8	10	9	8	9	7
7 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
8 —	18	9	12	9	10	8	»	10	10	»	7
9 —	18	12	»	9	9	8	10	10	9	»	7
10 —	18	10	»	»	»	8	»	»	10	»	7
11 —	12	12	»	8	9	8	9	10	10	8	7
12 —	12	12	12	8	9	8	9	9	10	8	7
13 —	12	12	12	8	9	8	9	10	10	8	7
14 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
15 —	12	12	12	8	7	8	10	10	10	8	8
16 —	12	12	12	8	9	6/8	10	10	9	»	8
17 —	14	12	»	8	9	8	10	9	8	9	8
18 —	14	12	12	9/12	9	8	10	9	9	8	8
19 —	14	12	12	9	9	8	9	9	10	8	8
20 —	14	12	»	9	10	»	9	9	10	»	»
21 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
22 —	12/14	12	»	9	9	8	10	9	9	8	9
23 —	14	12	»	»	»	»	9	9	9	8	»
24 —	12/14	»	»	8	9	9	9	9	»	»	8

25	—	....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	8
26	—	....	»	»	»	9	»	»	9	9	»	8	8
27	—	....	»	»	»	9	9	9	9	9	»	»	8
28	—	Dimanche.	»	»	»	9	»	»	»	»	»	»	»
29	—	....	12/14	14	»	9	9	9	9	9	»	8	8
30	—	....	12	»	»	9	9	8	9	»	9	8	»
31	—	....	14	12	12	9	9	8	8	8	9	8	8
1er	août	....	14	12	»	9	9	8	8	8	8	8	8
2	—	....	14	12	12	9	9	8	8	9	8/9	8	»
3	—	....	12	12	12	9	9	8	8	8	9	8	»
4	—	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
5	—	....	14	»	»	9	9	»	8	8	8	8	8
6	—	....	12/14	12	»	9	9	8	9	9	8	8	8
7	—	....	12	12	»	9	9	7/8	9	8/9	8	8	8
8	—	....	12	12	12	9	8	8	9	8	8	8	8
9	—	....	12	12	12	9	8	»	»	8	8	8	8
10	—	....	12	12	12	9	9	8	9	8	8	7	8
11	—	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
12	—	....	12	12	9	8	7	»	»	16	8	8	8
13	—	....	»	12	10	9	8	7	9	22	9	8	8
14	—	....	12	12	9	9	8	7/8	8	22	8	»	8
15	—	....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
16	—	....	»	12	12	9	8	7	8	22	8	8	8
17	—	....	»	12	10	9	8	7	8	9	8	8	8
18	—	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
19	—	....	12	12	12	8	8	7	8	9	8	24	8
20	—	....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	24	»
21	—	....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
22	—	....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»

Dates.	Les Sables.	St-Gilles.	Ile d'Yeu.	Le Croisic.	La Turballe.	Belle-Ile.	Étel.	Port-Louis.	Concarneau.	Audierne.	Douarnenez.
23 août	12	12	10	9	8	7	25	24	30	8	8
24 —	12	12	9/10	9	8	7	25	25	8	8	8
25 — Dimanche	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
26 —	12	12	8/9	9	8	7	8	8	28	8	8
27 —	12	12	9	8	8	7	7	8	26	8	8
28 —	»	12	12	8	8	8	7	8	8 et 26	8	8
29 —	»	12	10	9/10	8	8	9	8	24	8	8
30 —	25	12	10	8	8	8	8	8	8	24	8
31 —	»	»	11	9	»	8	8	7	8	»	7
1er septembre. Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
2 —	25	12	10	8	»	8	8	8	8	8	25
3 —	»	12	10	mêlé	9	8	8	7	8	»	25
4 —	12	12	9 et 11	10	8	8	8	7	7	8/24	25
5 —	»	12	9	8	7/8	8	7	7	7	8	25
6 —	10	9	9	8	8	7	7	8	7	8	25
7 —	12	12	9	»	»	7	7	7	8	8	7 et 25
8 — Dimanche..	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
9 —	»	12	12	9	»	7	7	7	7	7	25
10 —	12	12	9 et 12	mêlé	8	7	7	7	7	8	25
11 —	25	12	9	8	8	7	7	7	7	7	25
12 —	14	12	9	9	7	7	7	7	7/22	7	25
13 —	»	12	10	8	7	7	»	7	8	7	25
14 —	12	12	10	9	7	7	7	7	8	8	25
15 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
16 —	»	12	11	8	»	»	»	7	8	7	18
17 —	»	»	10	8	»	»	»	12	8	8	3 et 18
18 —	»	»	»	»	»	»	»	»	»	7	18

Date			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
19	—	....	»	12	10	9	8	7	20	7	8	7	18
20	—	....	»	12	»	9	»	7	15	»	8	7	16
21	—	....	»	»	»	»	»	7	16	18	8	7	16
22	—	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
23	—	....	»	»	20	»	»	7	15	7	7	7	16
24	—	....	»	»	»	»	»	7	»	»	»	»	25
25	—	....	»	»	10	»	»	»	»	7	16	7	»
26	—	....	»	»	10	»	»	7	15	7	16	7	18
27	—	....	»	12	10	9	»	7	15	7	14	18	20
28	—	....	»	»	10	»	»	7	15	16	7	»	20 et 25
29	—	Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
30	—	....	»	»	»	9	»	»	16	14	14	18	20
1er octobre		....	»	»	»	»	»	7	16	15	7	16	16 et 25
2	—	....	»	»	»	9	»	7	16	15	7	16	mêlé
3	—	....	»	»	»	»	»	7	14	15 et 16	12	15	14 et 25
4	—	....	»	»	»	9	8	7	mêlé	15 et 16	14	18	»
5	—	....	»	»	»	»	7	7	14	15 et 16	8	»	5
6	—	Dimanche....	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
7	—	....	»	»	»	»	»	7	»	»	»	»	»
8	—	....	»	»	»	»	»	7	7	15 et 16	14	»	5
9	—	....	»	»	»	»	»	7	»	15	»	»	»
10	—	....	»	»	»	»	»	14	7	5	»	»	5
11	—	....	»	»	»	»	»	14	6	14	7	6	5
12	—	....	»	»	»	»	»	15	5 et 15 et 16		12 et 13	»	5
13	—	Dimanche....	»	»	»	»	»	»	»		»	»	»
14	—	....	»	12	»	»	14	12	15		13	6	14 et 5
15	—	....	»	»	»	»	»	12	14		7	6	4 et 14
16	—	....	»	»	»	»	»	12	5 et 14		12	»	mêlé
17	—	....	»	»	»	»	14	»	5		12	5/6	4

Dates.	Les Sables.	St-Gilles.	Ile d'Yeu.	Le Croisic.	La Turballe.	Belle-Ile.	Etel.	Port-Louis.	Concarneau.	Audierne.	Douarnenez.
18 octobre	»	»	»	»	»	12	»	»	»	»	»
19 —	»	»	»	»	»	7	»	»	»	»	7
20 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
21 —	»	»	»	»	»	»	»	5	12	5	7 et 16
22 —	»	»	»	»	»	»	»	»	13	5	8
23 —	»	»	»	»	»	5	7	14	13	6	8
24 —	»	»	»	»	»	5	6	5	7	»	6 et 10
25 —	»	»	»	»	»	»	5	13	11	5	4
26 —	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	16
27 — Dimanche.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
28 —	»	»	»	»	»	5	»	15	7	»	10/12
29 —	»	»	»	»	»	5	»	14	7 et 12	»	mêlé
30 —	»	»	»	»	»	»	»	14 et 15	10	»	16
31 —	»	»	»	»	»	»	»	15	12 et 14	5	14
1er novembre........	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	4
2 —	»	»	»	»	»	»	»	14	7	5	»
3 — Diman..	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
4 —	»	»	»	»	»	»	»	4	6 et 14	6	»
5 —	»	»	»	»	»	»	»	4	6 et 11	15	»
6 —	»	»	»	»	»	»	»	4	6	14	6 et 12 et 18
7 —	»	»	»	»	»	»	»	4	6	12	»
8 —	»	»	»	»	»	»	»	4	6	»	5
9 —	»	»	»	»	»	4	»	4 et 5	6	»	4
10 — Diman..	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
11 —	»	»	»	»	»	»	»	4 et 5	6	»	5
12 —	»	»	»	»	»	4	»	5	6	6	10/20
13 —	»	»	»	»	»	4	»	5	6	»	12
14 —	»	»	»	»	»	»	»	5	7	6	12
15 —	»	»	»	»	»	»	»	»	6 et 10	»	12

ANNEXE D.

Banc de sardines dans la baie de Douarnenez en janvier et février 1890.

Les pêcheurs de Douarnenez auront été mis sur la trace de la présence de sardines dans la baie par ce fait que des filets de dérive ordinaire ayant été mouillés pour le maquereau, on y trouva des sardines. Les pêcheurs profitèrent alors de l'indication et un certain nombre d'entre eux [1] entreprirent la pêche de la sardine. Pour cela, ils disposent bout à bout plusieurs filets à sardine (vieux) de différents moules et ils les mouillent à la façon des tramails [2] avec cette différence que les filets beaucoup plus hauts atteignent presque la surface, l'eau sur le lieu de pêche ne mesurant pas plus de 10 à 15 brasses.

Celui-ci en effet était très restreint, ne dépassant guère l'espace compris entre la nouvelle digue de Rosmure et la pointe Sainte-Anne.

Les quantités de sardines prises (du 3 janvier au 12 février) ont été en somme peu considérables et ne paraissent pas avoir dépassé, si elles l'ont atteint, une centaine de milles. Le chiffre maximum qui ait été rapporté par un bateau en un jour a été 1400. Le poisson, comme on pourra le voir par notre tableau général (Annexe suivant), était de grande taille et assez uniforme.

Voici le détail d'une pêche faite le 20 février en présence de M. Biétrix : le soir, à 5 heures 1/2, à 500 mètres environ de l'extrémité de la digue de Rosmure, par un fond de 15 mètres (à mer haute), on mouille 7 filets dont les mailles varient de 52 à 75 millimètres. Ces filets, bout à bout, mesurent 220 brasses.

La température de la mer est relevée avec soin :

Température extérieure	12°
Surface de la mer	8°,8
Du fond [3]	8°,1

Les filets sont levés le lendemain 21 février, à 8 heures 1/2. Par l'effet du ressac ils ont un peu dérivé vers la terre; la mer est presque basse, la profondeur de l'eau ne dépasse pas 10 mètres.

Température extérieure	7°
Surface de la mer	9°
Fond	9°

1. Une cinquantaine d'après les renseignements qui nous sont donnés.
2. Les pêcheurs prétendent que la sardine ne serait pas montée à la rogue à cause de l'époque de l'année.
3. Thermomètre à renversement, après immersion d'un quart d'heure.

Dix sardines sont trouvées maillées, se répartissant ainsi :

Filet de	70	millimètres	1	sardine mesurant	180 millimètres.
—	62	—	2	—	155 et 161.
—	64	—	1	—	777.
—	60	—	2	—	162 et 180.
—	75	—	4	—	178, 182, 195 et 197 [1].

1. Voir, pour l'examen de ces sardines, l'annexe E, 21 février.

ANNEXE E.

Les sardines hivernales.

Nous donnons ici le tableau de nos observations sur les sardines prises à la côte du 16 février 1889 au 9 juillet 1890. — Nous avons négligé les sardines de rogue dont les dimensions et l'évolution sont aujourd'hui bien connues.

ANNEXE.

Dates.	Longueur en millimètres.	Lieux de pêche.	Observations.
16 février 1889.	95	Sur les petits Penmarch'.	
21 mars.	183		
	234		
23 —	150	Dans la baie de Concarneau.	
	180		
1er avril.	98	Dans le port de Concarneau.	
	142		
3 —	181	Dans la baie.	
9 —	181	A la dérive, dans la baie.	
	188		
25 —	175	Dans la baie.	
	180		
26 —	214	id.	
	225		
28 —	204	id.	
	214		
29 —	175	id.	
	208		
3 mai.	158	Entre l'île de Penfret et la pointe de Trévignon.	
	195		
4 —	162	id.	
	190		
5 —	170	id.	
	175		
7 —	155	id.	
	186		
8 —	170	id.	
	184		

Dates	Longueur en millimètres	Lieu
[illegible] mai.	[illegible] / 186	Entre Trévignon et Penfret.
15 —	172 / 175	id.
18 —	165 / 182	Sur la Basse jaune.
19 —	160 / 164	id.
22 —	155 / 195	Dans la baie de Concarneau.
24 —	178 / 190	id.
25 —	176 / 177	id.
26 —	170 / 170	id.
28 —	128 / 155	id.

Début de la pêche à la rogue dans la baie.

Dates	Longueur en millimètres	Lieu
4 juin.	157 / 160	Dans la baie de Concarneau, à la rogue.
7 —	146 / 153	id.
13 —	240	id.

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Observations.
4 juillet.	160	33	♂	Les poids sont trop faibles, le poisson ayant un peu séché.
	165	36	♀ ovaire long 45, opacité à peine commençante.	
	172 / 174	poids moyen 40	♀ ovaire long 45, transparent. / ♀ ovaire long 3, transparent.	

Dates.		Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Observations.
5 juillet.		150	29		
		155	32		
		158	30		
		162	35		
6 juillet.		150		♀	Très grasse.
		155		♂	
		155		♂	
		155		♀	
		175		♀ Ovaire largeur 4. Un *pavillon*. Les ovaires sont beaucoup moins développés qu'ils ne l'étaient sur les sardines des jours précédents, où on les trouvait jaunes, vascularisés, au point d'avoir être remarqués par certains fabricants qui nous en parlèrent comme d'un fait anormal.	
26 août.	2 sardines	105	p. m. 10		
	6 —	110	p. m. 20,6		
27 août.	5 —	110	p. m. 19,4		
29 août.	4 —	112	p. m. 24,5		
31 août.		160	40	Les ovaires sont transparents, rudimentaires.	
		170	48		
	2 —	190	p. m. 53,5		

La pêche à la rogue se prolonge très tard, finit le 26 octobre.

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Observations.
7 novembre.	154 157	p. m. 30,5	♂ Test. rudimentaire, 28 × 4, à bords tranchants, le droit est encore beaucoup plus réduit, mesurant seulement 3 millimètres de haut. ♂ Test. rudimentaire.	Toutes ces sardines sont grasses.

Date	Longueur	Poids	Observations	Remarques
(suite)	170	p. m. 41,6	♀ Ovaires encore transparents, mais sanguins et ponctués d'ovules plus gros, blanchâtres. Les plus gros ovules mesurent de 650 à 700 μ. La concentration des globules gras commence à s'accuser au centre.	Toutes ces sardines sont grasses.
	170		♂ Test. très peu développé.	
	172		♂	
	182	p. m. 51	♂ Test. peu développé.	
	182		♂ id.	
	184		♂ id.	
	235	p. m. 88,8	♀ Ventre arrondi, cependant on ne fait pas sortir d'œufs par la pression. Ovaire haut de 15mm, vascularisé, avec des ovules blancs; les plus gros mesurent 700 μ.	
	251		♀ Ventre plat, ovaires transparents peu sanguins. Le gauche beaucoup plus considérable que le droit, haut de plus de 15mm. Le tissu de l'ovaire est grisâtre, d'apparence uniforme, on dirait qu'il y a avortement des ovules, les plus gros mesurent 500 μ.	
12 novembre. Concarneau.	165	39	♀ Ovaire 35 × 4, ovules en moyenne 180 μ, quelques-uns atteignent 300 μ.	
	170	39	♂ Test. 25 × 4.	
	175	47	♂ Test. 70 × 8.	
	175	48	♀ Ovaire réduit, ovules petits avec quelques gros. Les plus gros 400 μ.	
	180	57,5	♀ Ovaire 50 × 8. Ovule max. 450 à 500 μ.	
	180	50	♀ Ovaire petit. Quelques ovules 360 μ.	

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Observations.
20 novembre. Concarneau.	160	29	♂ Test. 40 × 8.	
	165	36	♀ Ovaire 30 × 5 presque uniquement formé de petits œufs. Les plus gros mesurent 300 μ, vitelline 30 μ.	
	170	41	♂ Test. gauche 50 × 8.	
	170	43	♂ Test. gauche 50 × 10.	
	175	41	♂ Test. égaux 30 × 6.	
	175	47	♀ Ovaire gauche 55 × 10. Beaucoup de petits ovules. Les plus grands 550 à 600 μ.	
	180	48	♀ Ovaire gauche 40 × 6. Ovules 450 à 480 μ.	
	185	53	♀ Ovaire gauche 47 × 7. Ovules max. 450 à 570 μ.	
	185	57	♀ Ovaire gauche 60 × 10. Ovules 500 à 600 μ.	
	195	62	♀ Ovaire gauche 70 × 12. Ovules max. 600 à 750 μ. Vitelline 25 μ.	
23 novembre. Les Sables, par M. Odin.	122	10,5	♂ Test. gauche 7 × 2. Test. droit 6 × 1,5.	Pêchée par 12 à 13 brasses de fond, eaux très troubles. M. Odin mesure le poisson à l'arrivée du bateau, et lui trouve hauteur 19^{mm}, largeur 9^{mm}.
24 novembre. Concarneau.	160	31,5	♂ Test. gauche 40 × 8.	
	170	43	♂ Test. gauche 50 × 10.	
	173	46	♂ Test. gauche 72 × 14.	

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
24 novembre. Concarneau. (*suite*)	175	45	♂ Test. gauche 48 × 9.		
	175	47	♀ Ovaire gauche 54 × 10.	680	
	175	45	♀ Ovaire gauche 53 × 9.	780	Ces ovules sont laiteux, la vitelline interne épaisse de 14 μ.
	175	45	♀ Ovaire gauche 47 × 8.	540	Nombreux ovules mesurant 480 μ.
	175	42,5	♂ Test. gauche 50 × 8.		
	175	46	♂ Test. gauche 67 × 12. Une partie du testicule est laiteuse.		
	180	48	♂ Test. gauche 57 × 10.		
28 novembre. Concarneau.	118		♀ Ovaire 15 × 1,5.	95 à 100	
	126		♂ Test. gauche 11 × 2.		
	130		♂ Test. droit 7 × 1.		
	131		♀ Ovaire gauche 18 × 1,8.		
	132		♂ Test. gauche 5 × 1,5.		
	140	p. m. 24	♂ Test. gauche 16 × 2,5.		
	143		♂ Test. gauche 9 × 2.		
	145		♀ Ovaire gauche 20 × 25.	120	
	150		♀ Ovaire gauche 18 × 3.	id.	
	153		♂ Test. gauche 15 × 3.		
	158		♂ Test. gauche 38 × 9.		
	185	p. m. 57	♀ Ovaire gauche 74 × 14.	710	Pas d'amas central dans les ovules.
	185		♀ Ovaire gauche 60 × 7 × 4.	580	

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
1er décembre. Concarneau.	124		♀ Ovaire gauche 18 × 2.	100	
	137		♀ Ovaire gauche 26 × 2.	120	
	140		♀ Ovaire gauche 18 × 3.	170	
	141		♀ Ovaire gauche 19 × 2.	120	
	143		♀ Ovaire gauche 21 × 3.	120	
	145	p. m. 22	♂ Test. gauche 16 × 4.		
	147		♂ Test. gauche 15,5 × 3,5.		
	147		♂ Test. gauche 19 × 4,5.		
	147		♀ Ovaire gauche 22 × 3.	190	
	151		♀ Ovaire gauche 18 × 1,5.	215	
11 décembre. Les Sables, par M. Odin.	160		♀ Ovaire environ 20 × 3.	190	
3 janvier 1890. Douarnenez.	171		♂ Test. droit 20 × 2.		
	174		♀ Ovaire gauche 35 × 4.	180	
	180	p. m. 40	♀ Ovaire gauche 20.	140	
	186		♀	96	
	186		♂ Test. gauche 23 × 4.		
	211		♂ Test. droit 58 × 8.		
	170		♀ Ovaire gauche 60 × 11.	620	
	182		♀ Ovaire gauche 35 × 6.	156	
	215		♂ Test. rudimentaire.		
	205		♂ id.		
	180		(?) Organes absolum. rudiment.		
	170		♂ Test. rudimentaire.		
	170		♀ Ovaires opaques, vasculaires.		
5 janvier. Les Sables, par M. Odin.	127	12	♂ Test. droit 15 × 3.		

18 janvier. Douarnenez.	209	p. m. 64	♂ Test. gauche 57 × 7.		Chez tous, le tube digestif est vide, contracté, dur.
	209		♂ Test. gauche 40 × 9, rouge brique foncé, résistant à la dissociation, fibreux.		
	209		♀ Ovaire gauche 60 × 7.	150	
	216		♀ Ovaire gauche 60 × 9, flasque, à oviducte en cordon résistant.	240	
	218		♀ Ovaire 58 × 8.	180	
	226		♀ Ovaire gauche 68 × 9.	330	
20 janvier. Douarnenez.	183	p. m. 55,5	♂ Test. gauche 44 × 8.		
	190		♂ Test. gauche 32 × 15.		
	191		♀ Ovaire gauche 43 × 5.	420	
	198		♀ Ovaire gauche 70 × 9.	540	
	198		♀ Ovaire gauche 55 × 5.	300	
	200		♀ Ovaire gauche 75 × 9.	360	
	204		♀ Ovaire gauche 85 × 13.	720	
	204		♂ Test. gauche 57 × 7.		
26 janvier. Douarnenez.	153	p. m. 32	♂ Test. gauche 27 × 6.		
	155		♂ Test. gauche 26 × 4,5.		
	156		♂ Test. gauche 36 × 7,5.		
	165		♂ Test. gauche 48 × 9.		
	167		♀ Ovaire 25 × 7.	165	
	172		♂ Test. gauche 18 × 2.		
	173		♂ Test. gauche 16 × 2,5.		
	192		♂ Test. gauche 29 × 6.		
	225	94	♀ Ovaire gauche 70 × 10.	250	Deux pavillons.

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
31 janvier. Douarnenez.	156	p. m. 24	♂ Test. gauche 23 × 6.		
	158		♂ Test. gauche 40 × 9.		
	160		♂ Test. gauche 40 × 9.		
	184	p. m. 45	♂ Test. gauche 17 × 2.		
	189		♂ Test. gauche 73 × 13.		
	189		♂ Test. gauche 45 × 11.		
	208	p. m. 70	♀ Ovaire gauche 80 × 11.	840	Les ovules sont opaques.
	208		♀ Ovaire gauche 83 × 15.	780	
1er février. Douarnenez.	182	p. m. 51,5	♀ Ovaire gauche 61 × 9.	720	
	189		♀ Ovaire gauche 58 × 9.	504	
	196		♀ Ovaire gauche 36 × 4.	160	
	204		♀ Ovaire gauche 73 × 10.	720	
	224	p. m. 82,5	♀ Ovaire gauche 70 × 9.	170	
	224		♀ Ovaire gauche 80 × 11.	625	Les ovules mesurant ce diamètre sont très rares; les plus grands parmi les autres mesurent 215 μ.
	232		♀ Ovaire gauche 65 × 12.	300	
	234		♂ Test. gauche 63 × 11.		
6 février. Douarnenez.	152	p. m. 27	♂ Test. gauche 13 × 3.		
	158		♂ Test. gauche 45 × 10.		
	158		♂ Test. gauche 40 × 6.		
	168		♀ Ovaire gauche 26 × 6.	370	
	169		♂ Test. gauche 37 × 6.		
	170		♂ Test. gauche 40 × 8.		
	180		♂ Test. gauche 15 × 3.		
	188	p. m. 53,3	♀ Ovaire gauche 36 × 4.	170	
	194		♀ Ovaire gauche 55 × 7.	400	
	260		♀ Ovaire gauche 43 × 4.	150	

7 février. Les Sables, par M. Odin.	145	16,5	♀ Ovaire gauche 27 × 5.	130
10 février. Douarnenez.	168	p. m. 32	♀ Ovaire 32 × 6.	220
	170		♀ Ovaire 54 × 11.	600
	175		♂ Testicule 17 × 4.	
	175		♂ Testicule 30 × 8.	
	180		♀ Ovaire 50 × 13.	370
	180		♀ Ovaire 38 × 3.	150
	184		♀ Ovaire 33 × 4.	120
	188		♀ Ovaire 40 × 6.	275
12 février. Douarnenez.	158	p. m. 32,25	♀ Ovaire 37 × 4.	170
	163		♂ Testicule 37 × 10.	
	165		♀ Ovaire 32 × 3.	140
	166		♀ Ovaire 40 × 9.	350
	172		♂ Testicule 35 × 8.	
	180		♀ Ovaire 50 × 8.	280
	187		♂ Testicule 20 × 5.	
	187		♂ Testicule 18 × 3.	
	158		♂ Testicule 42 × 9.	
	160		♀ Ovaire 35 × 6.	320
	162		♂ Testicule 32 × 7.	
	163		♂ Testicule 45 × 9.	
	167		♀ Ovaire 34 × 6 × 1.	150
	175		♀ Ovaire 35 × 5.	350
	175		♀ Ovaire 50 × 6.	300
	181		♀ Ovaire 45 × 8.	320

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
21 février. Douarnenez. Sardines observées sur place par M. Biétrix. (Voy. Annexe D.)	155		♂ Testicule gauche 23 × 5.		Dans le tube digestif une masse grisâtre comme terreuse, peu abondante, nature indéterminée.
	161		♂ Test. gauche 22 × 4.		
	162		♂		
	177		♂ Test. droit 25 × 4.		
	178		♀ Ovaire gauche 33 × 7.	140	
	180		♀ Ovaire gauche 50 × 9.	450-500	Ovaire très vasculaire; grand nombre de très petits ovules.
	180		♀ Ovaire gauche 35 × 4.	170	
	182		♂ Test. gauche 30 × 5.		
	195		♂ Test. gauche 55 × 10.		
	197		♂ Test. droit 22 × 5.		
27 février. Les Sables, par M. Odin.	106	p. m. 9	♀ Ovaire gauche 13 × 1,5.	100	Un pavillon.
	118		♂ Test. gauche 11 × 2.		Ces sardines ont été prises d'un seul coup de filet à la drague à chevrettes au bord de la côte par 10 à 11 brasses, fond vaseux.
	124		♀ Ovaire gauche 17 × 1,5.	100	
	126		♀ Ovaire gauche 23 × 3.	220	
	146	18	♀ Ovaire gauche 37 × 4.	150	
4 mars. Douarnenez.	10 sardines mesurant 77-78-82-86-88-93-100-102-106-110 millimètres.				
	125	p. m. 13,3	♂ Test. gauche 10 × 1.		
	140		♂ Test. gauche 15 × 1,5.		Un pavillon.
	140		♀ Ovaire 15 × 1.	90	Un pavillon.

11 mars. Les Sables, par M. Odin.	175	27,5	♂ Testicule 55 × 10.		
15 mars. Les Sables, par M. Odin.	120	7,5	♀ Ovaire gauche 20 × 2,5.	300	
	142	14	♀ Ovaire droit 22 × 3.	110	
21 mars. Concarneau.	142	15	(?) Organes rudimentaires.		
	185	p. m. 42,5	♀ Ovaire gauche 60 × 1,3.	500	
	188		♀ Ovaire gauche 70 × 14 × 4.	650	
	193		♀ Ovaire gauche 63 × 10 × 4.	750	
21 mars. Les Sables, par M. Odin.	114	6,5	(?) Organes rudimentaires.		
24 mars. Concarneau, par M. Ouizille.	155	p. m. 28,8	♂ Test. gauche 50 × 5.		
	163		♀ Ovaire gauche 30 × 8.	250	
	165		♀ Ovaire gauche 54 × 12.	550	
	168		♀ Ovaire gauche 60 × 12.	650 à 700	
	172		♀ Ovaire gauche 54 × 10.	570	
	175		♀ Ovaire gauche 55 × 5.	300	
28 mars. Concarneau.	212	p. m. 104	♀ Ovaire 70 × 14.	600	
	228		♀ Ovaire 80 × 16.	700	
	230		♀ Ovaire gauche 75 × 16.	600	
	232		♂ Test. gauche 95 × 20 × 7.		
	232		♀ Ovaire gauche 95 × 18.	600	
	235		♀ Ovaire gauche 100 × 18 × 8.	600	Le corps mesure 48mm de haut.
	242		♀ Ovaire 80 × 17.	550	
	253		♀ Ovaire gauche 93 × 17.	550	Le corps mesure 50mm de haut. Le poids de cette sardine est de 127 grammes.

Date.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
31 mars. Concarneau.	181	p. m. 60,8	♀ Ovaire gauche 65 × 12.	650	
	185		♂ Test. gauche 65 × 11.		
	190		♀ Ovaire gauche 70 × 15.	750	Un ovule mesure 900.
	194		♀ Ovaire gauche 75 × 10.	570	
	200		♀ Ovaire gauche 65 × 10.	600	
	200		♂ Test. gauche 95 × 20.		
	201		♂ Test. gauche 92 × 14.		
	205		♀ Ovaire gauche 87 × 20.	550	
1er avril. Concarneau.	203	p. m. 76,5	♀ Ovaire gauche 77 × 15.	850	
	205		♂ Test. gauche 90 × 20.		
	211		♀ Ovaire gauche 80 × 18.	800	
	218		♂ Test. gauche 90 × 20.		
	235		♀ Ovaire gauche 90 × 17.	650	
2 avril. Concarneau.	181	p. m. 76,3	♀ Ovaire gauche 80 × 13.	720	L'estomac est bourré d'un épais feutrage de Copépodes et autres Entomostracés. Un estomac plein pèse 4 gr 50.
	193		♂ Test. gauche 90 × 15.		
	207		♀ Ovaire gauche 80 × 15.	600	
	208		♀ Ovaire gauche 80 × 15.	650	
	213		♀ Ovaire gauche 95 × 18.	700	
	225		♀ Ovaire gauche 87 × 19.	700	
3 avril. Concarneau.	78	p. m. 8,6		»	Ces sardines sont pêchées à la seine dans l'anse de Kersoz.
	87				
	90				
	90				
	91				

Au large, on a pêché le même jour de grosses sardines. Dix pèsent en moyenne 65 grammes. Une femelle mesurée est longue de 193mm. Les ovaires remplissent la cavité abdominale, le tissu en est transparent, diffluant par les œufs à maturité, mêlés encore de nombreux ovules apparaissant comme des points blancs. Les œufs à maturité mesurent 1143 μ, leur état est celui que j'ai décrit comme s'étant présenté à moi le 29 mai 1888. Voir *Rapport pour 1888*.

Date	Longueur	Poids moyen	Observations		Remarques
4 avril.	Dix sardines pêchées entre Trévignon et Penfret. Poids moyen 59gr2. L'une d'elles mesure 200mm. Même état des ovaires et des œufs que les précédentes.				
5 avril. Concarneau.	Dix sardines : poids moyen 83gr; longueur 192 — 202 — 204 — 207 (plus grande circonférence 105mm) — 210 — 212 (hauteur 48mm) — 217.				
8 avril. Concarneau.	201	p. m. 69	♂ Testicule 78 × 20.		L'animal mesure 93mm de circonférence.
	209		♀		L'animal mesure 103mm de circonférence.
	209		♀		L'animal mesure 113mm de circonférence.
9 avril.	231 236	p. m. 90,5	Ovaire gauche 90 × 20.	750	
10 avril. Concarneau.	202	p. m. 80,3	♀ Ovaire presque à maturité.	1125	Chez un certain nombre d'ovules la goutte huileuse est périphérique, non chez d'autres.
	203		♀ Poids des 2 ovaires 15gr3.		Ovules comme ci-dessus.
	205		♀ Même état des ovaires.	1075	
11 avril. Les Sables, par M. Odin.	120				L'animal est desséché.
11 avril. Concarneau.	200	p. m. 78	♀		Tour du corps 105mm. Même état des ovaires que la suivante.
	201		♀ Poids des 2 ovaires 19gr2.	1100	Tour du corps 110mm.
	205		♀ Ovaire gauche 77 × 15.	750	Tour du corps 100mm.
	208		♀ Ovaire gauche 80 × 15.	550	

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en μ.	Observations.
12 avril. Les Sables, par M. Odin.	127				
12 avril. Concarneau.	205	p. m. 90,4	♀ Ovaires à maturité.	1150	
	200		♀ Ovaire gauche 85 × 15.	875	Ovules opaques, goutte huileuse formée, non centrale.
	216		♀ Même état que la suivante.		Circonférence 105mm.
	229		♀ Ovaire gauche 92 × 15.	700	Circonférence 107mm.
	234		♂ Test. gauche 94 × 18.		Circonférence 108mm.
	250	135	♀ Ovaire gauche 105 × 15.	750	Circonférence 123mm.
13 avril. Concarneau.	214	p. m. 86,3	♀	750	
	217		♂ Test. gauche 95 × 22.		Les testicules ne sont pas à maturité.
	227		♀ Ovaire gauche 90 × 15.	750	
14 avril. Concarneau.	202	75	♀ Ovaires mûrs pesant ensemble 15gr85.	1125	200 ovules pèsent 131 milligr. 1 ovule 0,655 mgr. Si tous les ovules étaient mûrs, les 2 ovaires en contiendraient 24200. Comme la moitié seulement environ est formée d'ovules mûrs, le nombre de ceux-ci se trouve d'environ 12000 pour les 2 ovaires.

	210		♂ Test. gauche 88 × 18.		
	211	p. m. 75,3	♀ Ovaire gauche 78 × 14.	875	Circonférence 100mm.
	212		♂ Test. gauche 92 × 19. Canal déférent renfermant une certaine quantité de spermatozoïdes à queue.		
15 avril. Concarneau.	201		♀ Ovaire à maturité.	1125	
	203		♀ id.		
	211	p. m. 81,3	♂ Test. gauche 95 × 20.		
	211		♀	700 à 750	
	220		♀ Ovaire gauche 98 × 20.	750	
	222		♀ id.	id.	
15 avril. Douarnenez.	85	3,7			
	89	4,7			
	90	4,7			
	92	4,65			
	93	5			
	95	5,3			
	98	5,4			
	99	5,8			
	100	6,5			
	102	6			
	104	7,4			
	106	7,3			
	110	8,5			
	112	8,6			
	115	9			
	115	9			
	120	10			Un pavillon.
	120	11			

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en µ.	Observations.
15 avril. Douarnenez (*suite*).	137	15	♂ Test. gauche 12 × 1,5 rempli de coccidies.		2 pavillons.
	138	14	♀ Ovaire gauche 25 × 3.	150	
	154	25	♀ Ovaire gauche 27 × 3.	150	
	160	23	♀ Ovaire gauche 33 × 6.	150	
	171	33	♂ Test. gauche 23 × 4 rempli de coccidies.		Un pavillon sur la cornée.
16 avril. Concarneau.	201		♀	750	Circonférence 101^{mm}.
	202	p. m. 83,3	♀ Ovaire à maturité.		Circonférence 109^{mm}.
	203		♀ Ovaire gauche 90 × 20.	750	
	209		♂ Test. gauche 80 × 20, canaux déférents remplis de sperme.		Circonférence 105^{mm}.
17 avril. Concarneau.	180	p. m. 48,3	♂ Test. gauche 82 × 18, une bande laiteuse au bord dorsal, au voisinage du canal déférent.		Pavillon.
	180		♂ Test. gauche 68 × 18.		Pavillon.
	181		♂ Test. gauche 72 × 13.		Pavillon.
	204	p. m. 87,3	♀ Ovaire gauche 75 × 14. La masse est formée de petits ovules dont les plus gros ont 550 µ. A la surface, on remarque un très petit nombre d'ovules mesurant 1250 µ, ce sont les plus gros observés, le cas ne paraît pas normal.		
	210		♀ Etat des ovaires comme le suivant.		
	219		♀	750	Circonférence 113^{mm}.

18 avril. Concarneau.	205		♀ Ovaires à maturité.		
	205		♀ Même état des ovaires que la sardine longue de 244.		
	208		♀	875	Ovules opaques avec goutte huileuse.
	210		♀ Ovaires à maturité, la majeure partie formée exclusivement d'œufs mûrs.		
	221		♂ Test. gauche 98 × 21.		
	244	128	♀ Ovaire gauche 110 × 26.	1125-1175 presque mûrs.	Circonférence 117^{mm}.
19 avril. Concarneau.	187	p. m. 61,6	♂		
	188		♂ Test. gauche 62 × 17.		
	188		♂		
	201		♂ Test. gauche 80 × 18.		
	202		♀ Ovaire gauche 72 × 14.	625	
	221	92	♂ Test. gauche 104 × 20.		
20 avril. Concarneau.	195	p. m. 81	♀ Ovaire à maturité.		
	202		♂ Test. gauche 80 × 18.		
	203		♀ Ovaire à maturité.		Circonférence 107^{mm}.
	206		♂ Test. gauche 92 × 17.		
	209		♀ Ovaire gauche 88 × 22.	825	
	217		♂ Test. gauche 100 × 19.		
26 avril. Envoyées de Concarneau en mauvais état.	197	p. m. 69,2	♀ Ovules opaques.	700	
	209		♀	875	Quelques ovules transparents à vitellus granuleux, à gouttelette formée.
	211		♂ Test. volumineux, très altéré.		

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.	Ovules max., en µ.	Observations.
29 avril. Concarneau.	200	p. m. 76,5	♂		
	203		♂		
	203		♀	600 à 700	
	205		♂		
	210		♀	id.	
	213		♀	id.	
2 mai. Concarneau.	196	p. m. 64,3	♀	500 à 700	
	200		♀	id.	
	201		♂		
	207		♀	id.	
	214		♂		
3 mai. Les Sables, par M. Odin.	113				Desséchées, dans le sel.
	127				
	151	p. m. 23	♂ Test. gauche 50 × 11.		Ces sardines sont indiquées comme prises à la rogue, l'estomac en est d'ailleurs rempli.
	158		♂ Test. gauche 58 × 13.		

20 mai. Les pêcheurs déclarent qu'on trouve des sardines dont les œufs sont à maturité.
25 mai. Sur la pêche entière d'un bateau, on ne trouve pas une seule sardine ♀, à maturité.

La pêche à la rogue commence à Concarneau.

Dates.	Longueur en millimètres.	Poids en grammes.	Organes génitaux, dimensions en millimètres.
30 mai. Concarneau.	125	p. m. 22	Organes sexuels rudimentaires.
	128		
	129		
	131		
	136		
	138		
	142		
	144		

31 mai.	125			
Concarneau.	126			
	128			
	129			
	130	p. m. 16,8	Organes sexuels rudimentaires.	
	133			
	135			
	140			
	142			
2 juin.	145		♀ Ovaires rudimentaires.	
Concarneau.	147		♂ Test. gauche 28 × 5.	
	148		♂ Test. gauche 60 × 13.	
	148		♂ Test. gauche 65 × 18.	
	150		♀ Ovaires très petits.	
	151	p. m. 28,1	♀ Ovaire gauche 55 × 9.	
	153		♀ Ovaire gauche 44 × 9.	625
	153		♂ Test. gauche 60 × 11.	
	154		♂ Test. gauche 60 × 11.	
	157		♀ Ovaire 35 × 4.	275
3 juin.	150		♂ Testicule rudimentaire.	
Concarneau.	150		♂ Test. gauche 150 × 9.	
	153		♂ Testicule rudimentaire.	
	155	p. m. 29	♀ Ovaire 25 × 2.	150
	158		♂ Test. gauche 70 × 15.	
	164		♀ Ovaire 47 × 7.	250

Au commencement de juillet, des pêcheurs de Belle-Isle apportent quelques sardines mesurant, dit-on, une grandeur tout à fait exceptionnelle [1].

9 juillet.	195			
	197		♀ Ovaire 62 × 7.	
	197	p. m. 65,2	♂ Test. 42 × 5.	
	200		♂ Test. 42 × 5.	
	210	76	♀ Ovaire rudimentaire 62 × 5.	

1. Le fait nous est signalé par M. P..., usinier, qui a été frappé de leur taille extraordinaire : « plus grandes, nous dit-il, que des harengs ». Il s'agit évidemment de sardines complètement adultes.

ANALYSES ET COMPTES RENDUS

Ch. Debierre. — **Traité élémentaire d'anatomie de l'homme (anatomie descriptive et dissection), avec notions d'organogénie et d'embryologie générale.** 2 vol. in-8, Paris, F. Alcan, 1890.

M. Debierre, professeur d'Anatomie à la Faculté de médecine de Lille, vient de faire paraître un *Traité élémentaire d'Anatomie de l'homme*, qui mérite à bien des égards d'être signalé au public scientifique et médical.

Le premier volume in-8°, renfermant 964 pages, traite *du système locomoteur, du système vasculaire et du système nerveux périphérique*; il est orné de 393 gravures en noir ou en plusieurs couleurs. L'ostéologie, l'arthrologie, la myologie et le système nerveux périphérique sont décrits selon le mode classique, avec indication des préparations anatomiques, de façon à pouvoir servir de Manuel d'amphithéâtre. Toutefois le cadre a été singulièrement modifié et étendu par les incursions dans les diverses branches de la biologie : par les éclaircissements dus à l'anatomie comparée et aux notions fondamentales de développement et de structure, M. Debierre a tenté non seulement de décrire les organes, mais d'en expliquer la nature.

Le chapitre de l'*homologie* des membres est particulièrement intéressant.

Depuis les beaux travaux de Et. Geoffroy Saint-Hilaire, l'étude des *anomalies* a pris une importance des plus considérables. M. Debierre n'a pas hésité à consacrer à la description des dispositions anormales une partie de son texte et à montrer les liens de parenté manifestes qui existent entre les dispositions anatomiques normales présentées par les autres vertébrés et les variations anormales de l'homme.

M. Debierre s'est proposé de tenir les débutants au courant des importantes acquisitions dont l'histologie, l'anatomie comparée, l'embryologie et l'anthropologie ont enrichi la science depuis un certain nombre d'années.

On peut juger, d'après cette courte analyse, comment les parties de l'anatomie, qui traitent des os, des articulations, des muscles, des vaisseaux et des nerfs, et qui ne semblaient plus prêter à de grandes modifications, acquièrent un intérêt nouveau par les notions de structure, de développement et de tératologie qui les accompagnent.

Le second volume, in-8, contenant 1010 pages avec 515 gravures, a pour

objet le *système nerveux central,* les *organes des sens* et la *splanchnologie.* Il se termine par l'*embryologie générale* et la *généalogie de l'homme.*

Quelques exemples feront voir la méthode et le plan nouveau adoptés par l'auteur dans l'exposé qu'il fait de ces organes.

Pour la moelle épinière, par exemple, M. Debierre décrit sa forme, son volume, ses rapports, ses enveloppes, comme on a l'habitude de le faire dans les ouvrages classiques ; puis, passant à sa configuration intérieure, il résume la répartition de la substance blanche et grise et la constitution microscopique de l'une et de l'autre. Mais, ce que le scalpel et le microscope sont impuissants à donner, il l'emprunte à la physiologie, à l'anatomie pathologique et au développement. Or, ces sciences ont établi que les cordons blancs sont constitués par des groupes de fibres, dont chacun apparaît à une époque déterminée de la vie embryonnaire et fœtale et dont chacun se comporte autrement à la suite de l'expérimentation ou des lésions pathologiques.

Pour l'étude si difficile du système nerveux, il a ajouté nombre de figures schématiques qui favorisent la démonstration et soulagent la mémoire. Puis, terminant ce chapitre par l'étude de l'origine embryonnaire du système nerveux, il montre que celui-ci dérive de l'ectoderme dont il est destiné à emmagasiner et à transformer les impressions.

On voit par là que M. Debierre se place sur le vrai terrain de l'enseignement scientifique en essayant de grouper autour de la morphologie de l'organe toutes les notions qui permettent de concevoir sa structure, sa provenance et son fonctionnement. Il a comme but non seulement d'instruire, mais encore d'intéresser et de rendre service à ceux qui sont appelés à faire le diagnostic des lésions dont les organes peuvent être atteints.

Les chapitres qui traitent de la peau, des organes de la vue, de l'ouïe, de l'odorat et du goût donneraient lieu à des considérations semblables, si la place ne me manquait pour entrer dans les détails.

La description de l'appareil de la digestion a reçu de grands développements. L'auteur a complété les données classiques par les recherches les plus récentes, accompagnées de figures différant des dessins bien connus : il nous montre ainsi que le duodénum et le cæcum, par exemple, sont loin de présenter la configuration et les rapports qu'on leur accordait auparavant. Passant à l'évolution du tube digestif, il fait assister le lecteur aux transformations successives que subit cet appareil chez l'embryon et le fœtus et aux modifications parallèles qu'on observe dans la série des vertébrés. Il parle des diverses malformations qui trouvent leur explication dans l'embryologie.

J'appelle l'attention du lecteur sur les chapitres qui ont trait aux organes de la respiration et à ceux de l'appareil génito-urinaire; l'auteur a largement utilisé les nombreux matériaux qui ont été amassés ces dernières années sur ces questions.

Ensuite, M. Debierre a consacré un chapitre important à l'*embryologie générale*, puis au *développement spécial* de l'homme, dont il expose l'évolution comparée à celle des autres mammifères. Cette étude rapide est d'autant mieux faite que l'auteur y était depuis longtemps préparé par la

publication antérieure d'un Manuel d'embryologie humaine et comparée.

Enfin, une table alphabétique très complète des matières et des noms d'auteurs termine le deuxième volume; elle rendra les plus grands services à l'étudiant et au travailleur qui voudront se rafraîchir la mémoire, chercher une explication ou bien une indication bibliographique.

Quelques critiques ne manqueront certainement pas de trouver qu'il aurait mieux valu se borner à donner aux élèves les notions d'anatomie descriptive dont ils auront besoin pour la médecine opératoire et pour la clinique. Cette objection semble avoir de la valeur, quoiqu'elle soit plus spécieuse que fondée. En rendant plus intéressante la description aride des faits, on a plus de chance de les voir compris et fixés dans la mémoire. Il y a plus : il me semble qu'on a trop méconnu que l'anatomie descriptive, telle qu'on l'a entendue pendant longtemps, ne représente qu'un stade, le plus important, il est vrai, de l'évolution de l'organisme, et que les états antérieurs, plus jeunes, sont souvent indispensables pour se rendre compte de l'état adulte et de la vieillesse.

Les indications bibliographiques nombreuses qui sont données au sujet de chaque question et le résumé de points contestés me paraissent également des plus utiles. L'étudiant n'a pas, le plus souvent, le loisir d'aller consulter les mémoires originaux, mais grâce à l'exposé des diverses opinions, il peut suivre les fluctuations que subit l'histoire des organes. S'il se borne uniquement à ceux des ouvrages classiques, dont les auteurs n'exposent que leurs propres opinions, l'étudiant croit la question résolue, alors que depuis des années nombre de travailleurs, s'appuyant sur des méthodes plus démonstratives, sont arrivés à des conclusions différentes. Que je cite un exemple à l'appui : pour ce qui regarde les muscles de l'iris de l'homme, j'ai, à diverses reprises, entendu aux examens, affirmer l'existence du muscle dilatateur : « L'avez-vous vu ? — Oui, monsieur. — Vous avez plus de chance que moi, qui n'ai pu me convaincre de son existence, pas plus que plusieurs de nos maîtres. » M. Debierre me semble dans le vrai en indiquant à ce sujet, comme pour bien d'autres d'ailleurs, les nombreux auteurs qui, tout en admettant l'existence du muscle dilatateur, ne sont d'accord ni sur ses caractères, ni sur sa situation; il a également raison de donner le nom de ceux qui, après de patientes recherches, le nient, puisqu'ils n'ont pu le voir.

Il en est de même pour une série d'autres organes très compliqués, par exemple, pour les muscles du périnée. M. Debierre donne la description qui paraît le mieux répondre à ses préparations et à la réalité. Mais il a soin de signaler les opinions diverses qui ont cours sur ce sujet. Si les anatomistes les plus habiles, français, allemands, russes, etc., qui en ont fait une étude spéciale, n'arrivent pas aux mêmes résultats, il est bon que l'étudiant le sache et qu'il ne récite point les conclusions de son livre comme un article de foi. Cette façon de faire peut avoir un avantage plus sérieux; elle inspirera peut-être à quelques-uns d'entre eux, le désir d'aller voir par eux-mêmes ce qu'il en est. Il est permis de croire que son propre point de vue est la vérité, mais il est de toute équité d'informer les élèves des avis divers admis par les personnes compétentes.

J'avoue que le plan et la méthode adoptés par M. Debierre sont d'une exécution des plus difficiles. Il s'agit, en effet, de faire concorder les résultats fournis par l'anatomie humaine, l'anatomie comparée, la tératologie, la structure et l'embryologie. Bien des fois, l'anatomie descriptive semble avoir résolu un problème et les autres branches paraissent en corroborer les conclusions. Mais ce n'est pas toujours le cas. Qu'il me suffise d'un exemple. Comme professeur d'anatomie, M. Debierre admet la doctrine ruyschienne qui, se fondant sur les injections et le procédé du scalpel, dit que le gland est le renflement antérieur du corps spongieux. M. Debierre appuie cette démonstration des résultats que semblent fournir la structure et le développement. J'aurais bien des restrictions à faire quant à cette manière de procéder et de conclure. En effet, l'anatomie comparée et la tératologie ont depuis longtemps prouvé que la valeur morphologique de l'organe en question est tout autre, et l'examen plus attentif des phases évolutives chez l'homme et les mammifères confirme pleinement leurs données. D'où il suit que les anthropotomistes se sont laissés induire en erreur par les apparences. Cet exemple même, bien que défavorable aux conclusions de l'anatomie descriptive, prouve que la méthode adoptée par M. Debierre est la bonne : les organes de l'adulte ne seront connus que le jour où l'on saura comment ils sont nés, comment ils ont évolué, et comment ils meurent. On n'appréciera leur valeur morphologique que quand on aura des notions exactes sur les ressemblances, les états transitoires et permanents qu'ils présentent dans le monde animal.

ÉD. RETTERER.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME VINGT-SIXIÈME.

—

ANATOMIE HUMAINE, GÉNÉRALE, COMPARATIVE, PATHOLOGIQUE

PHYSIOLOGIE

EMBRYOLOGIE

ZOOLOGIE

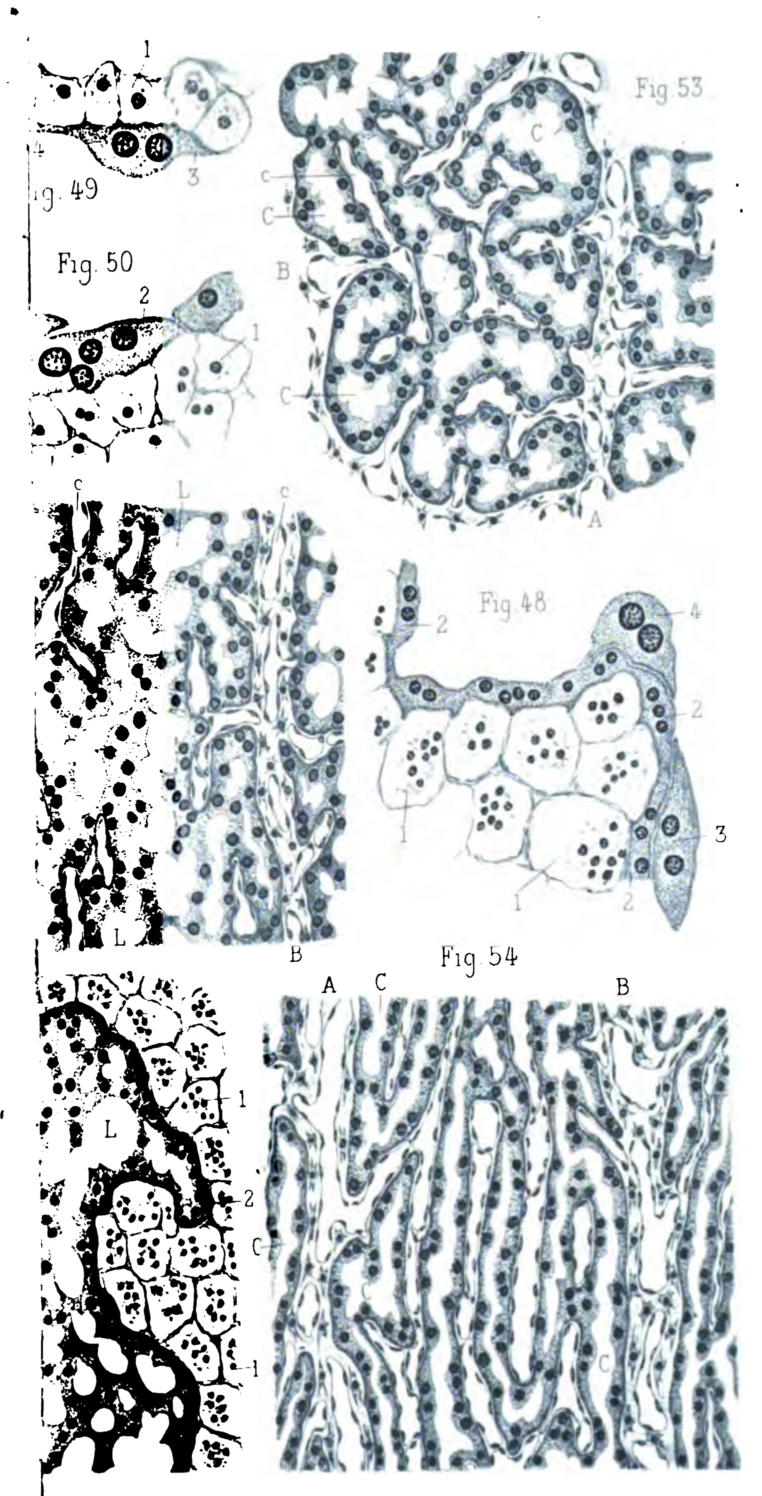
ANALYSES ET EXTRAITS

TABLE DES AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

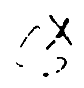
Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

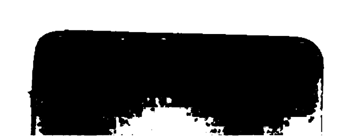
Coulommiers. — Imp. P. BRODARD.

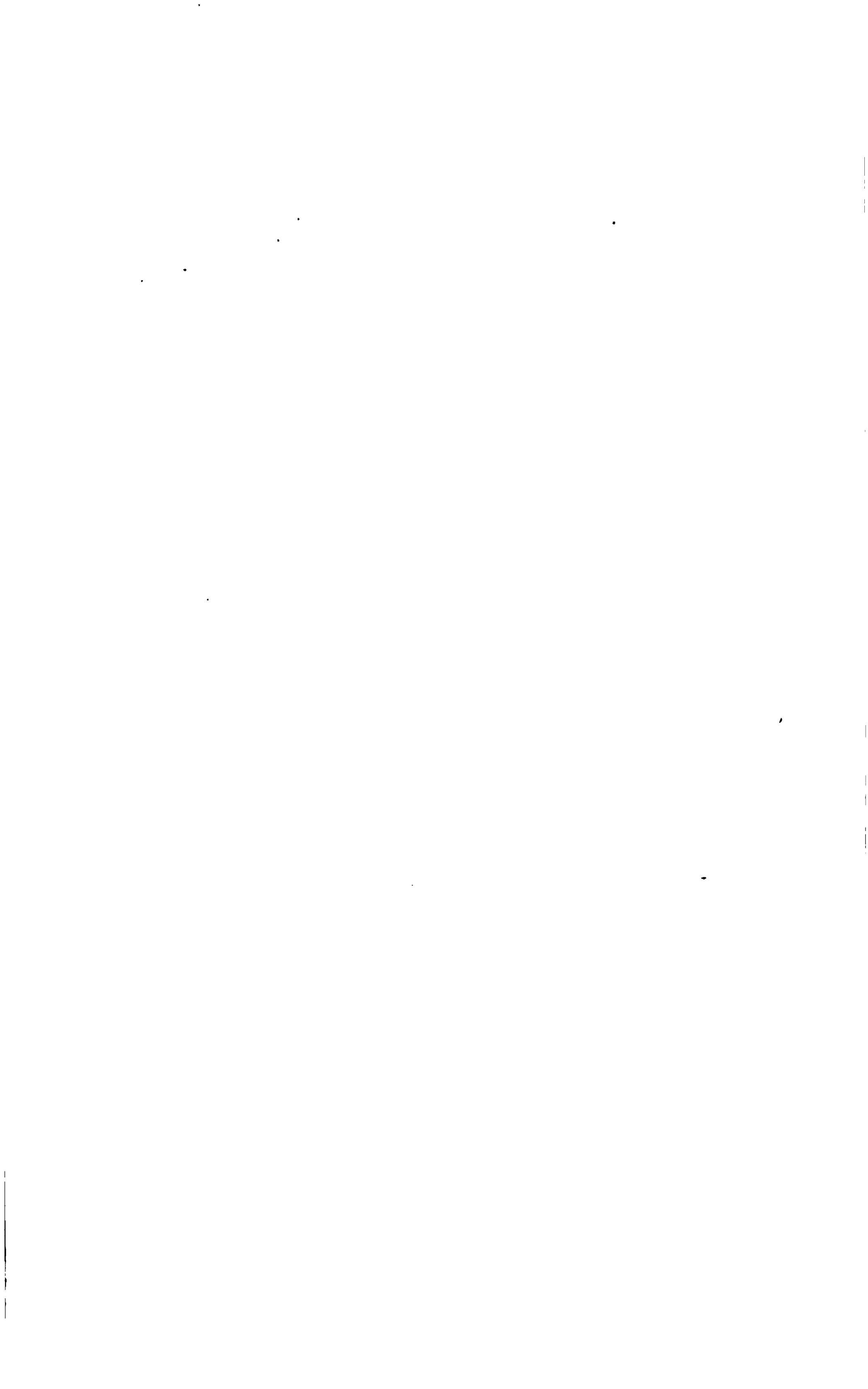


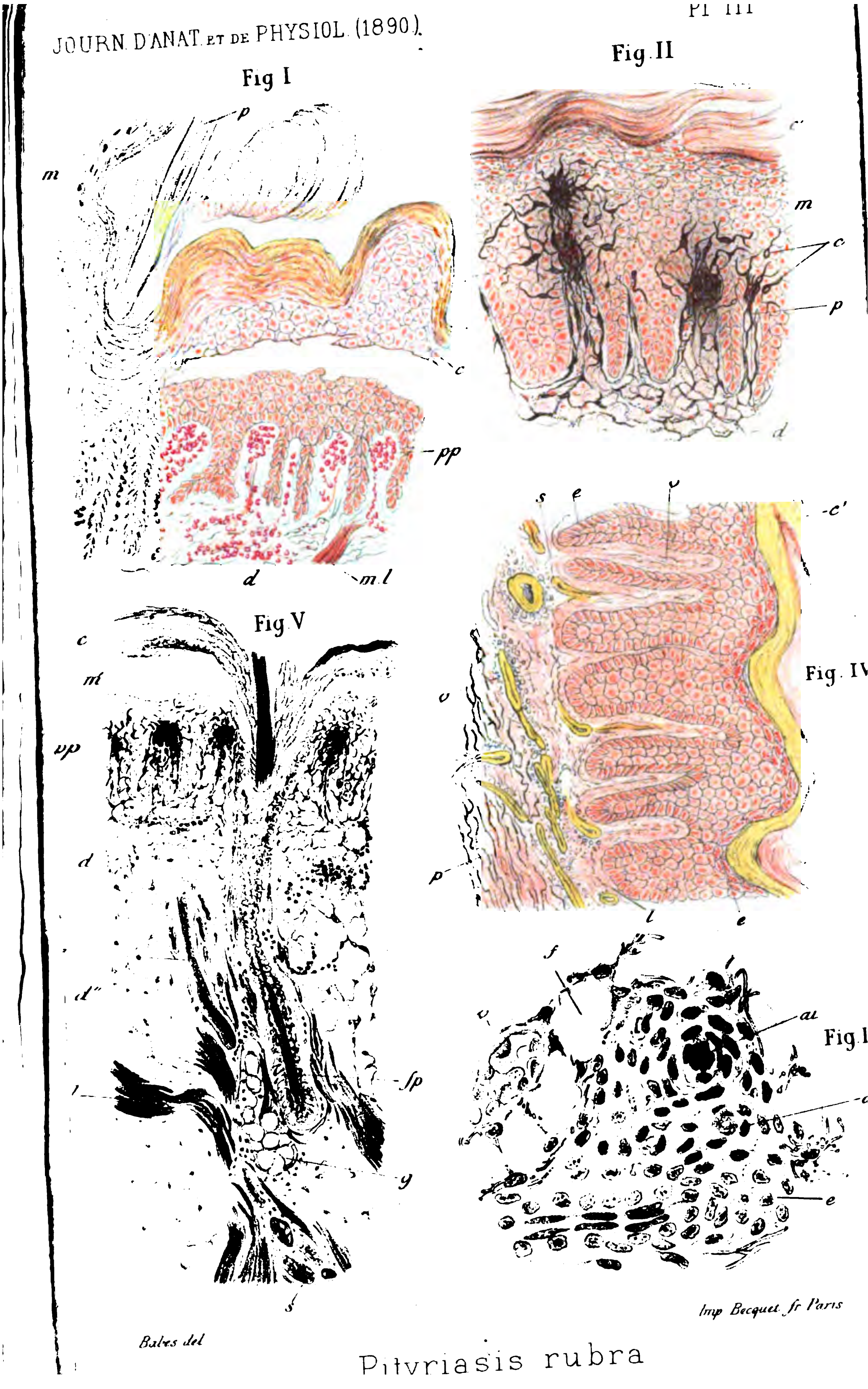
Dujardin sculp.

(. V)









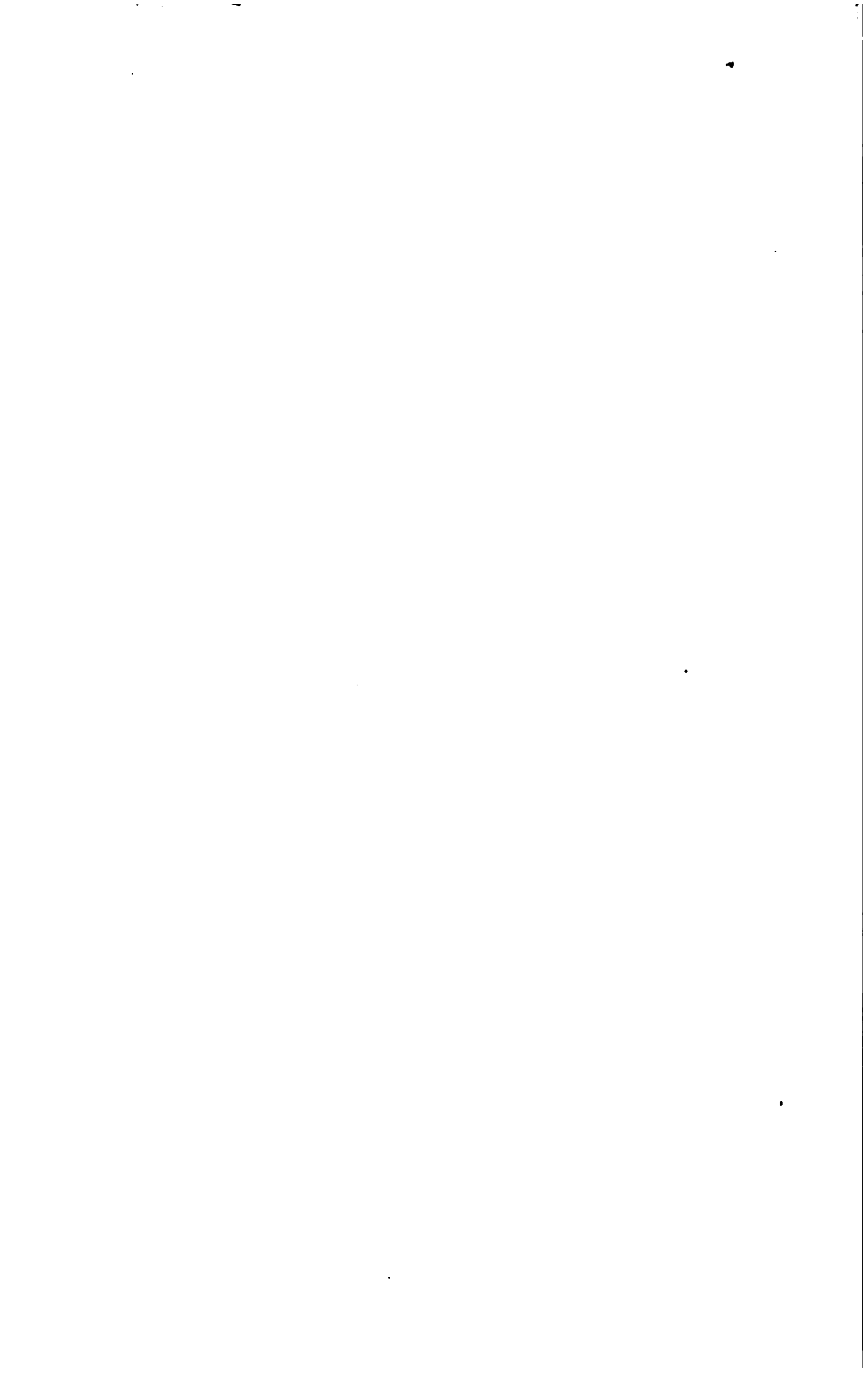
Babes del.

Imp. Becquet fr. Paris

Pityriasis rubra



JOURNAL D'ANAT ET
PL. IV.
A
Fig. 4.
B
h
C
A
C
g
Fig 5
Fig 8
B
Fig 10
B
C
G Pouchel ad nat de
Millot lith.



8 m v rd cw cc

9 m v i cw ure pal

10 m cw ccp i pal

13 rd cw pmcl rcl cl cc rcl

14 pmcl rd ure cw rcl cc

15 i cw fi ccp fc pal

20 m ip pal

16 i ccp cv. pal

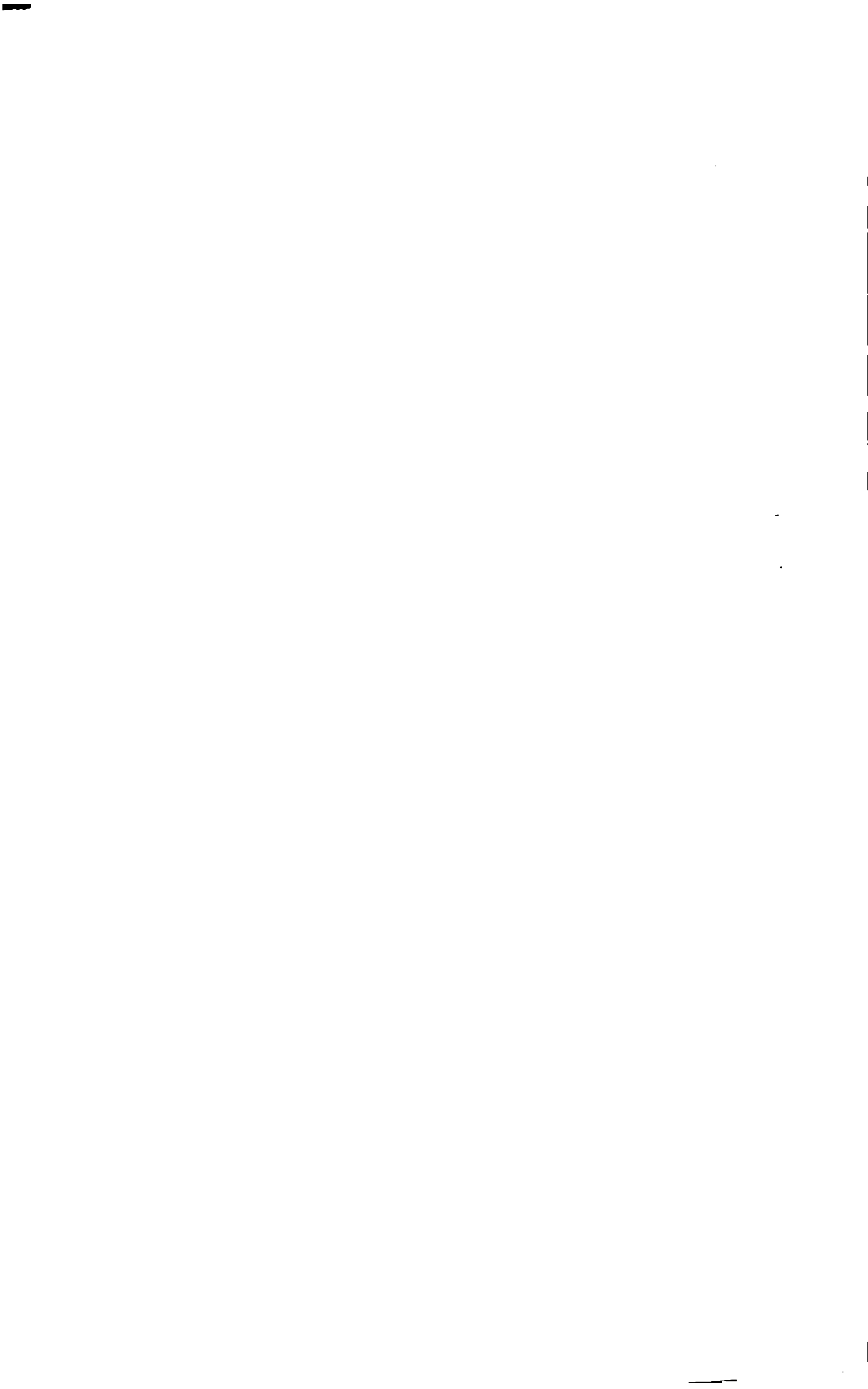
25 rcl pmcl m

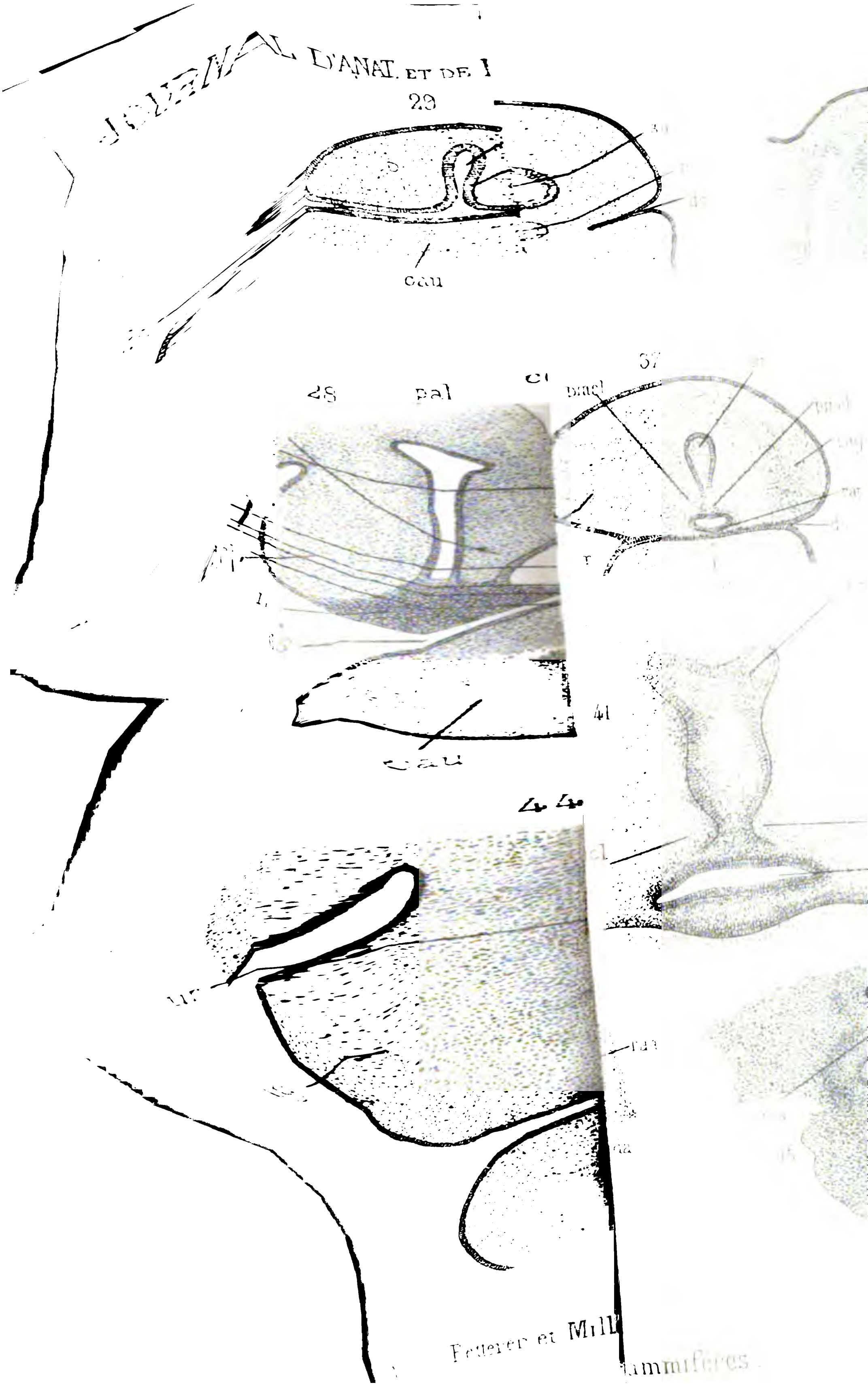
26 x su pmcl r m

27 su ure r m

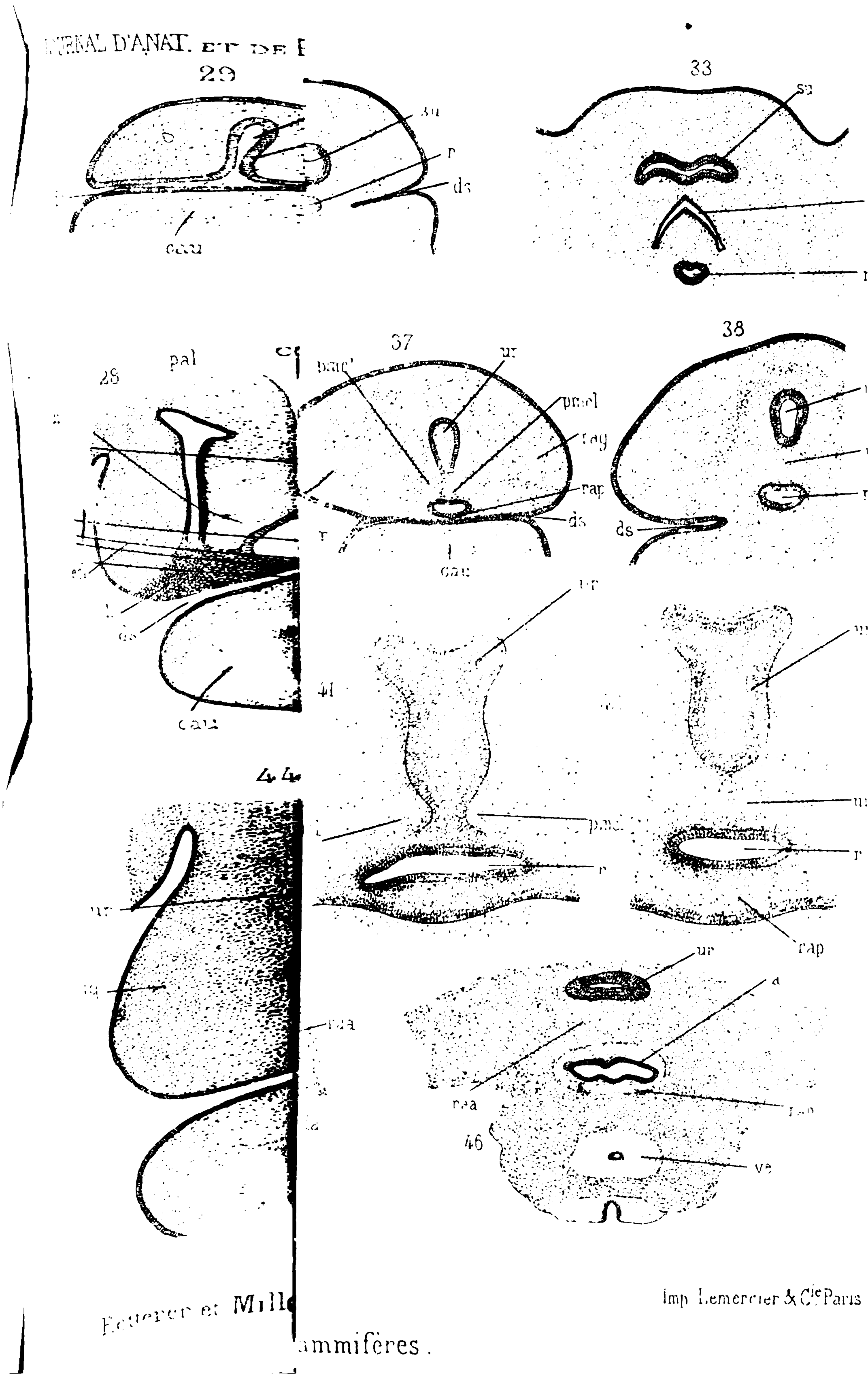
pal ure fc ccp fc ip fc ccp rcl pal ecl cc

Imp. Lemercier & Cie Pari

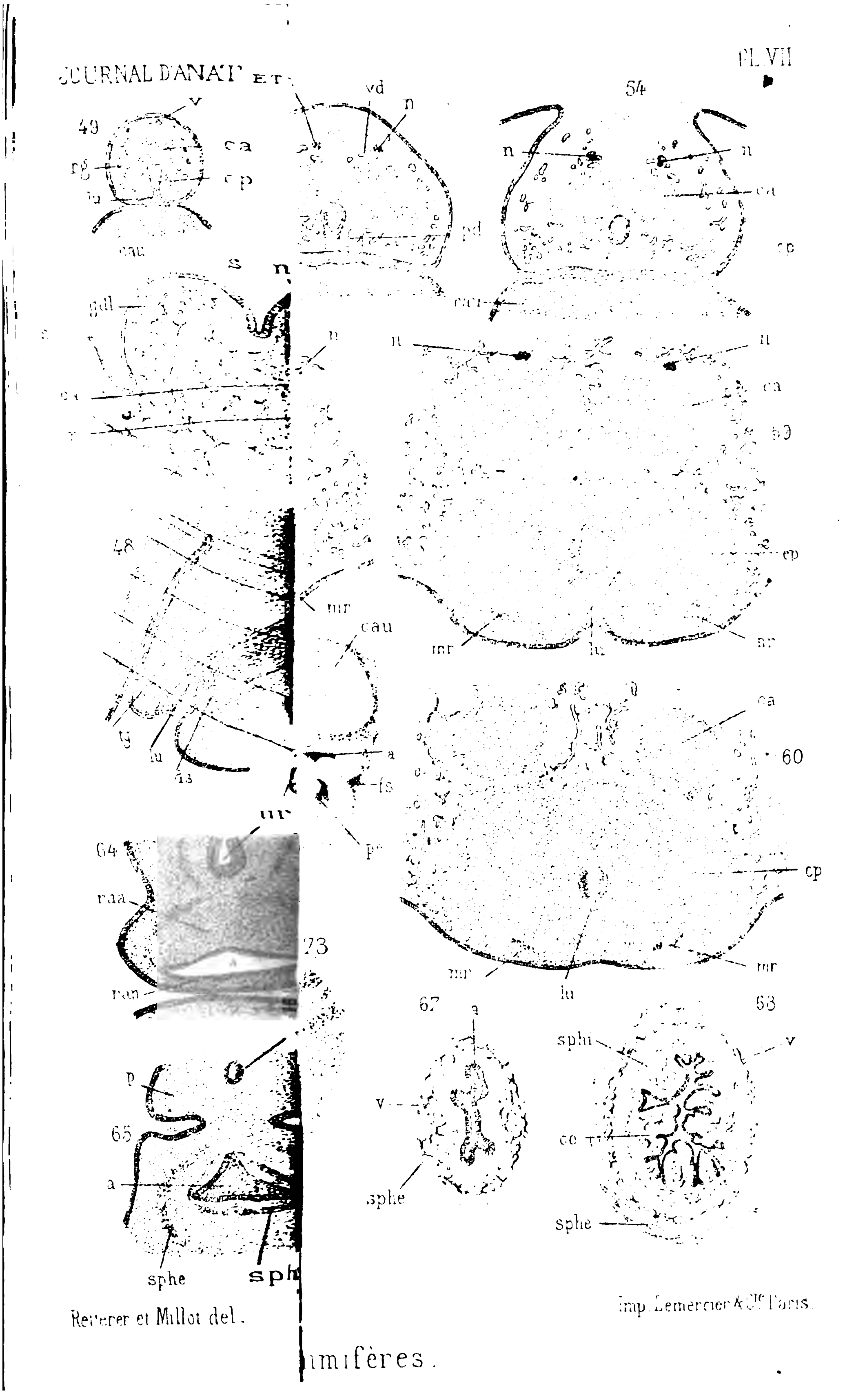



JOURNAL D'ANAT. ET DE L
29
cau
28
pal
37
41
cau
44
Federer et Mill
ammifères





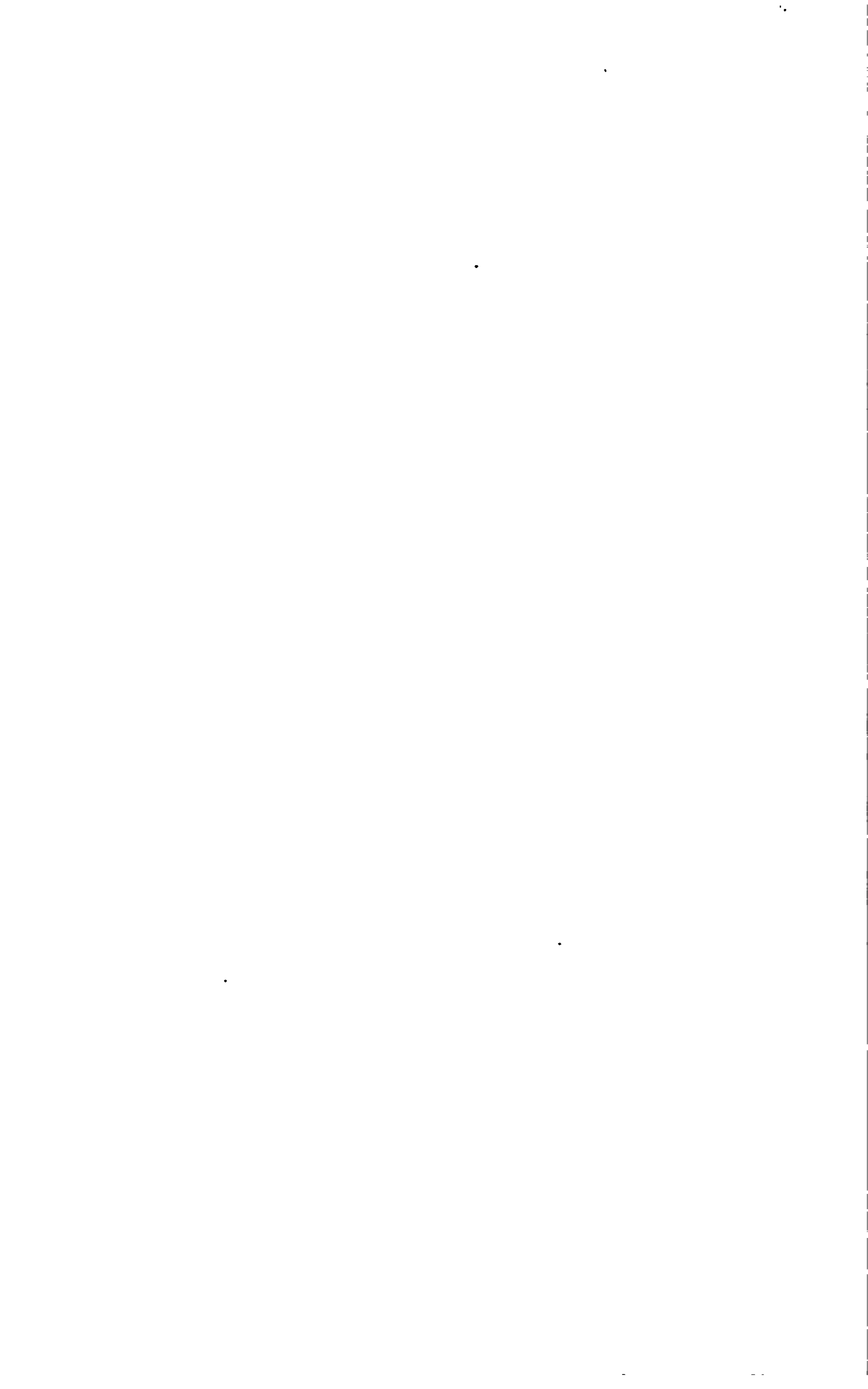
RNAL D'ANAT. ET DE P
29
su
r
ds
cau
33
su
37
ur
pmel
rap
ds
r
cau
38
ds
28
pal
cau
41
ur
pmel
r
rap
44
ur
nea
46
ur
nea
ve
Retterer et Mill
ammifères.
Imp. Lemercier & Cie Paris

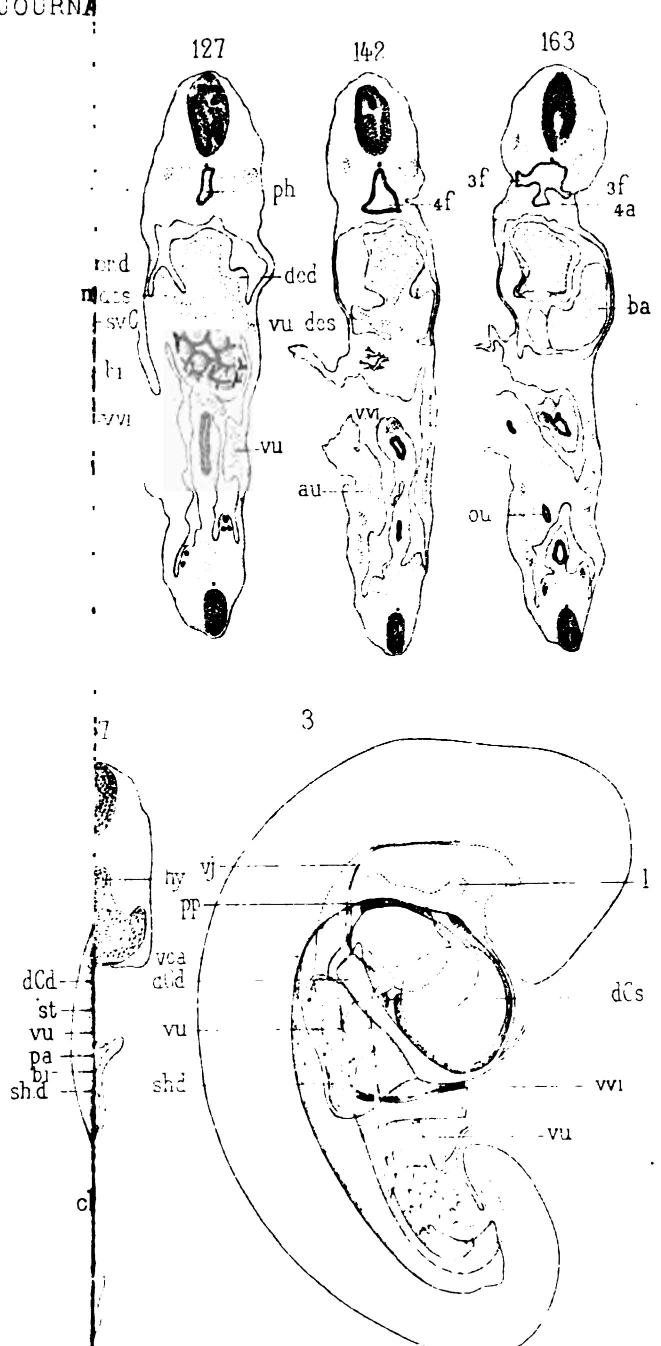


Retterer et Millot del.

Imp. Lemercier & Cie Paris.

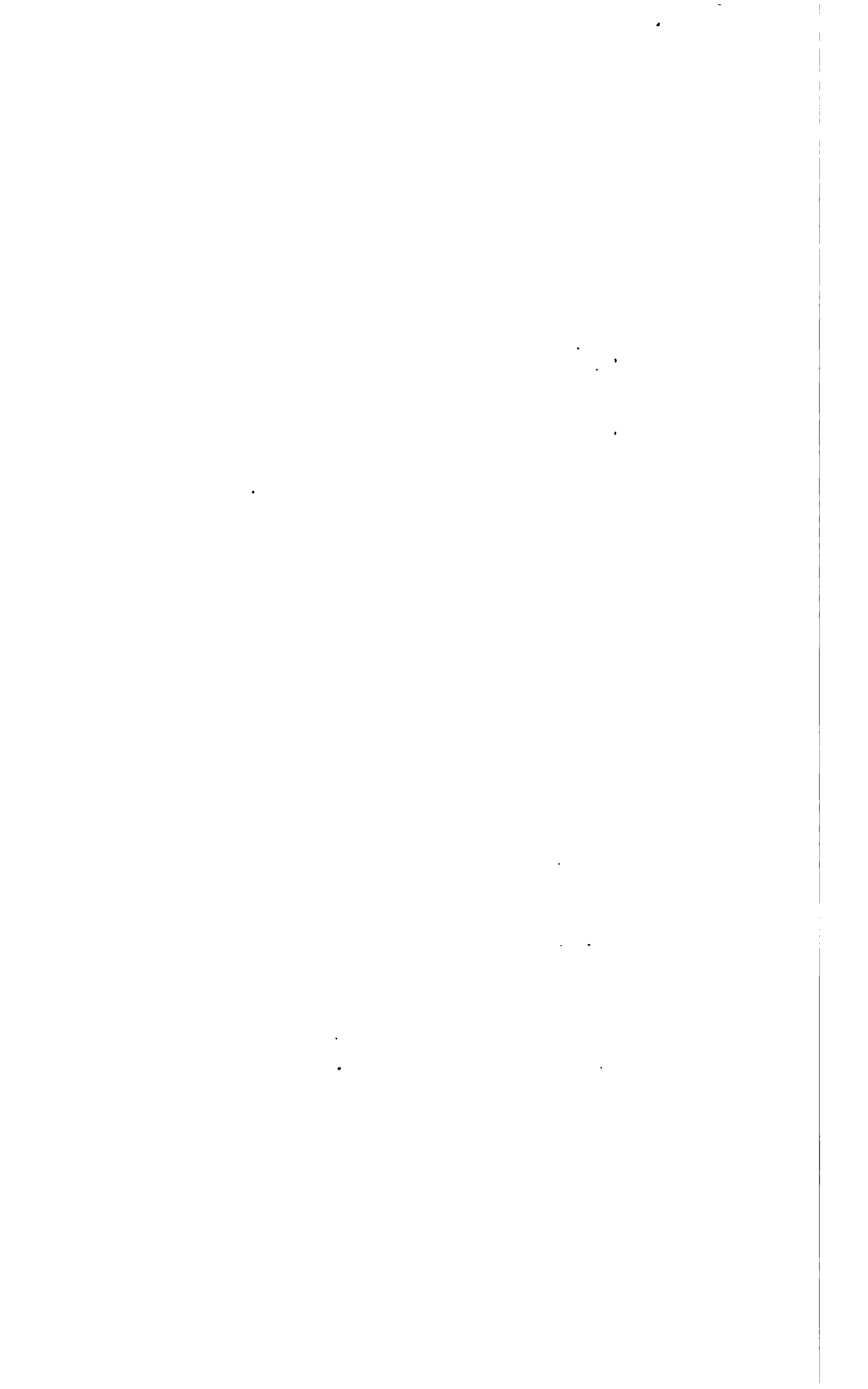
...mifères.





C. Phisalix

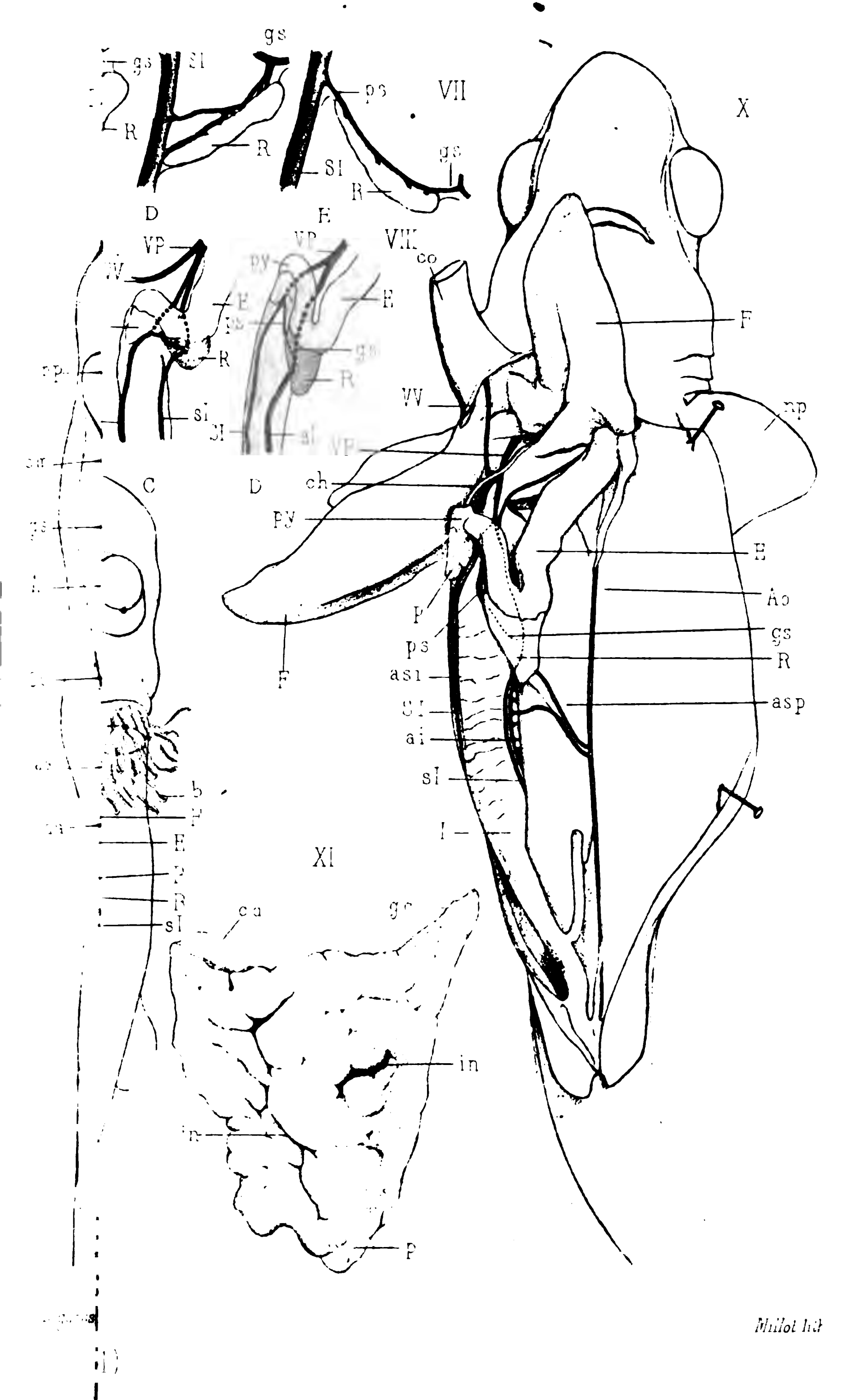
Millot lith



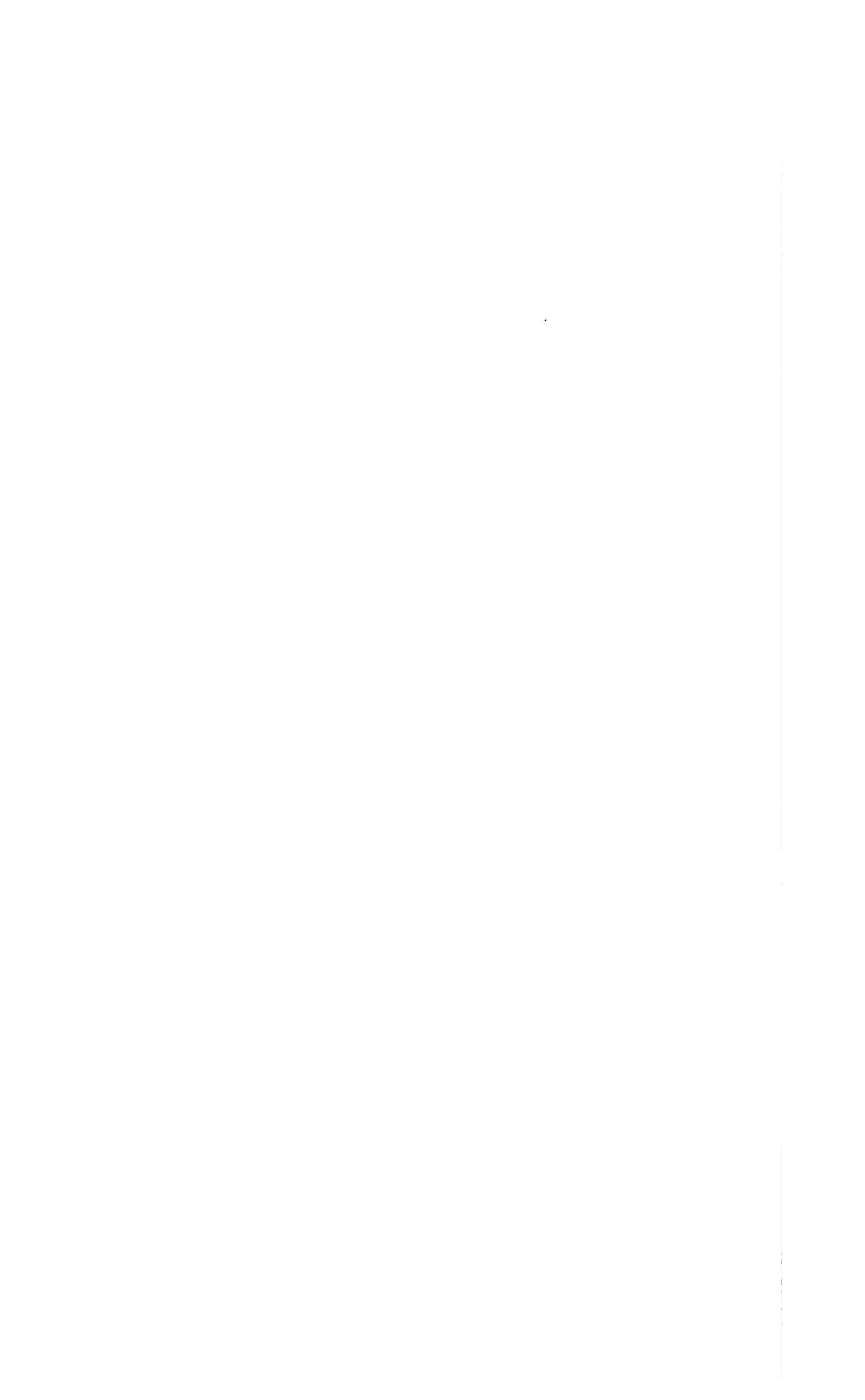
PL. IX

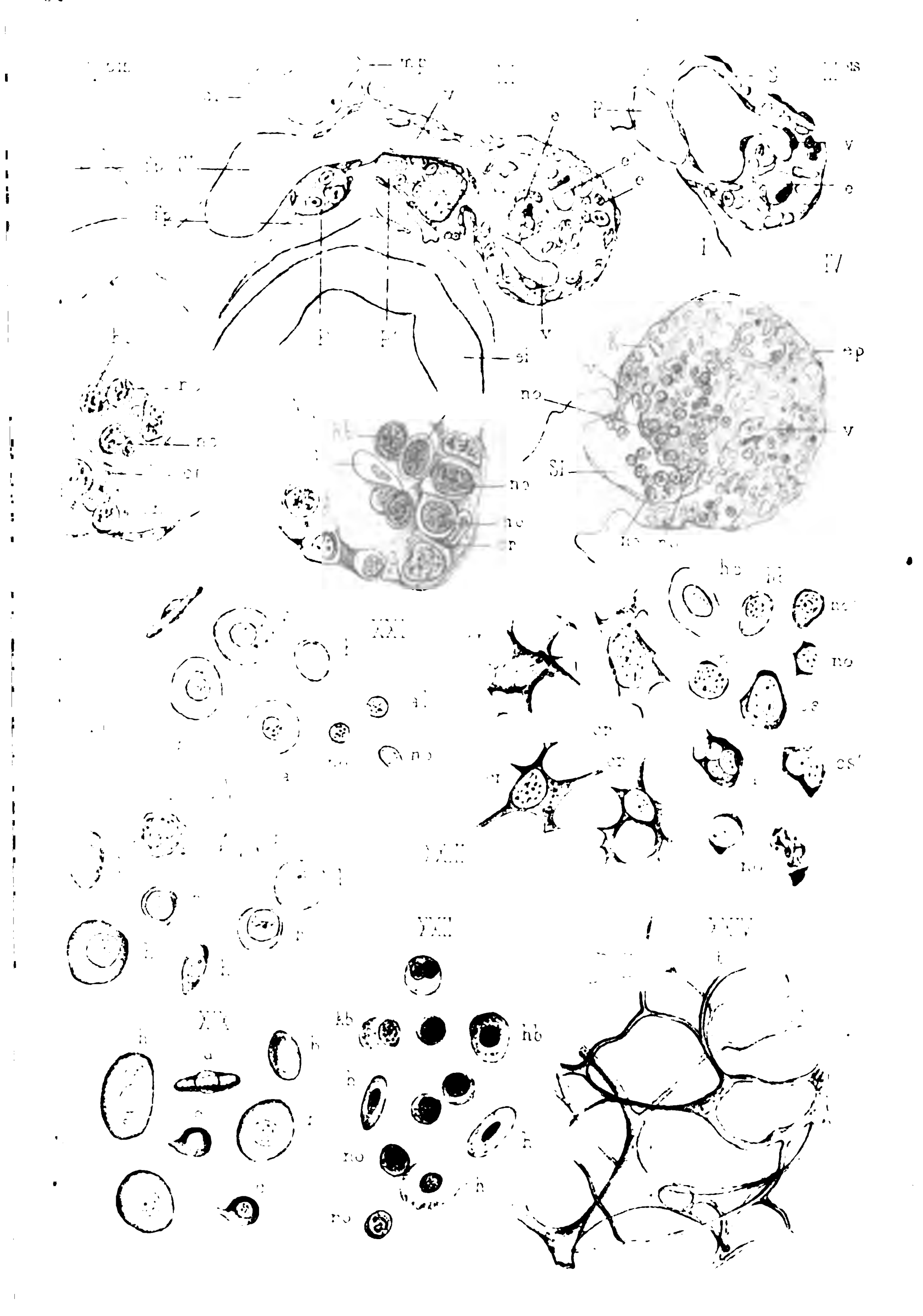


PHOTOTYPIE BERTHAUD


gs
gs
SI
R
R
VII
ps
SI
gs
R
X
D
E
VP
VP
VIII
co
py
E
E
ps
R
gs
R
F
sI
SI
al
VV
np
VP
C
D
ch
py
E
P
Ao
ps
gs
F
R
asp
as1
ai
sI
I
b
F
E
R
sI
XI
cu
in
in
P

Millot lith

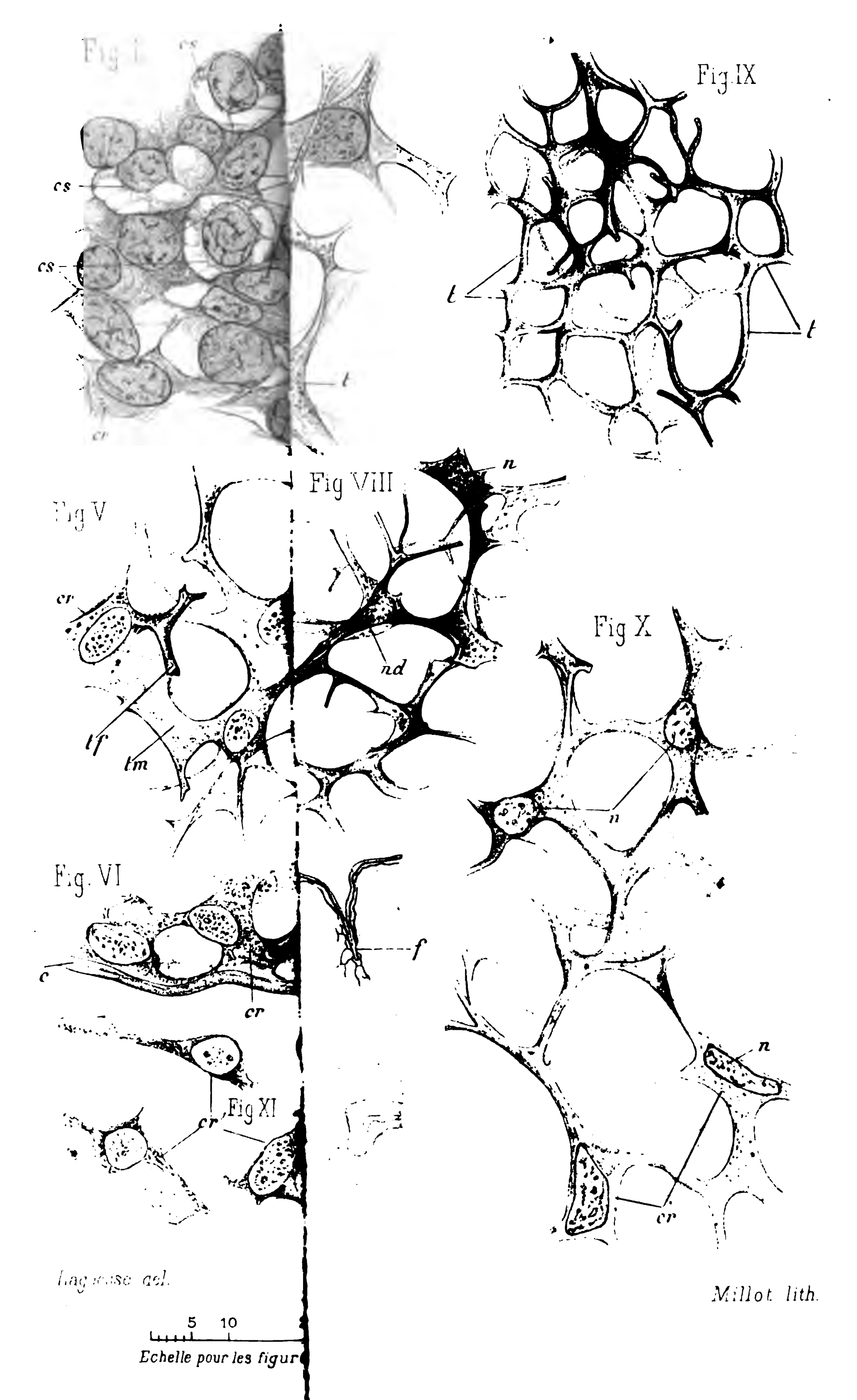




Hi... lith.

...onique et sang

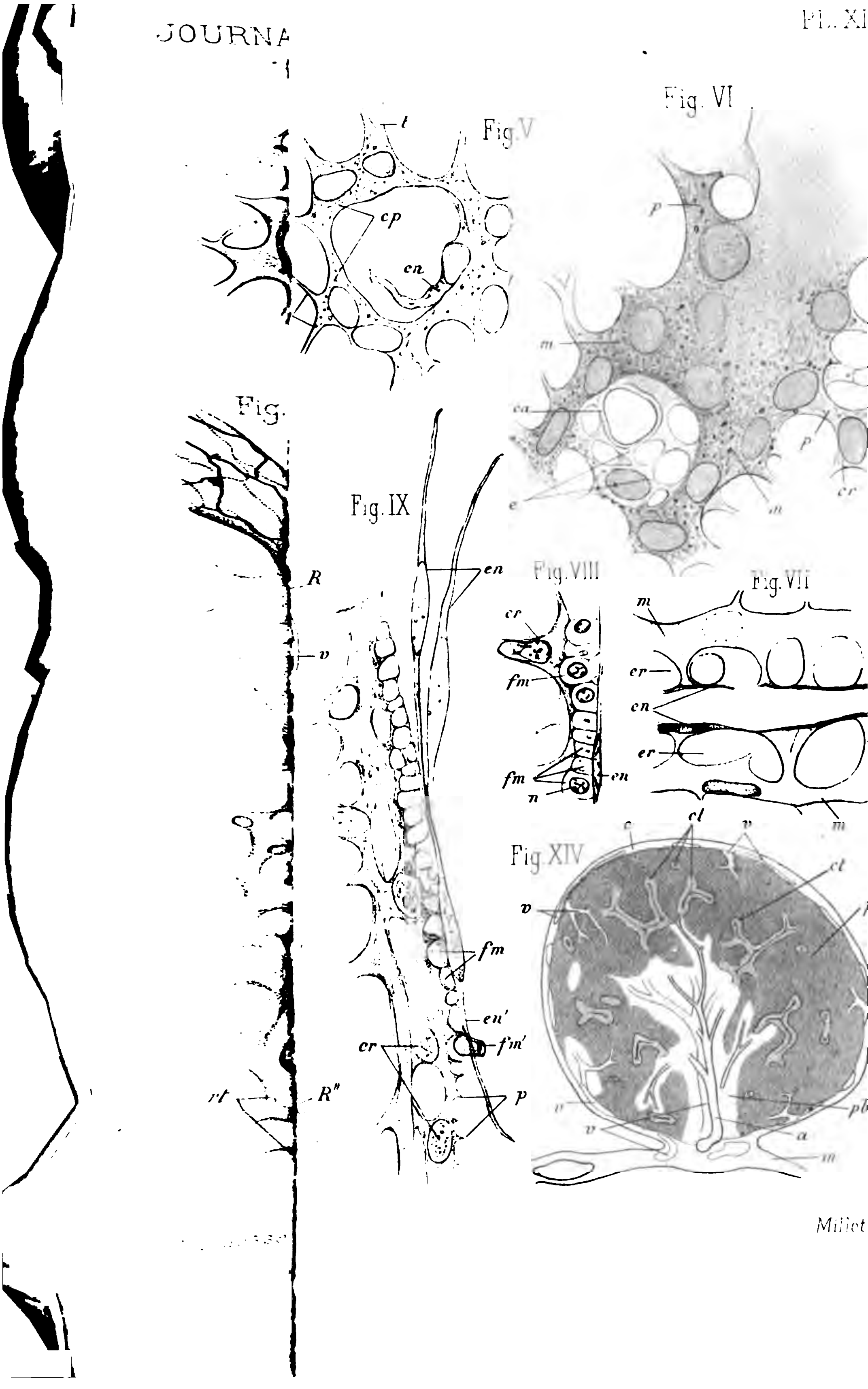




Lag... del.

Millot lith.




Fig. V
t
cp
en
Fig. VI
p
m
ca
e
p
cr
Fig.
R
v
R"
rt
Fig. IX
en
fm
en'
fm'
cr
p
Fig. VIII
cr
fm
fm
n
en
Fig. VII
m
cr
en
er
m
Fig. XIV
c
cl
v
cl
v
v
v
a
m
pl

Millet



Fig. IV

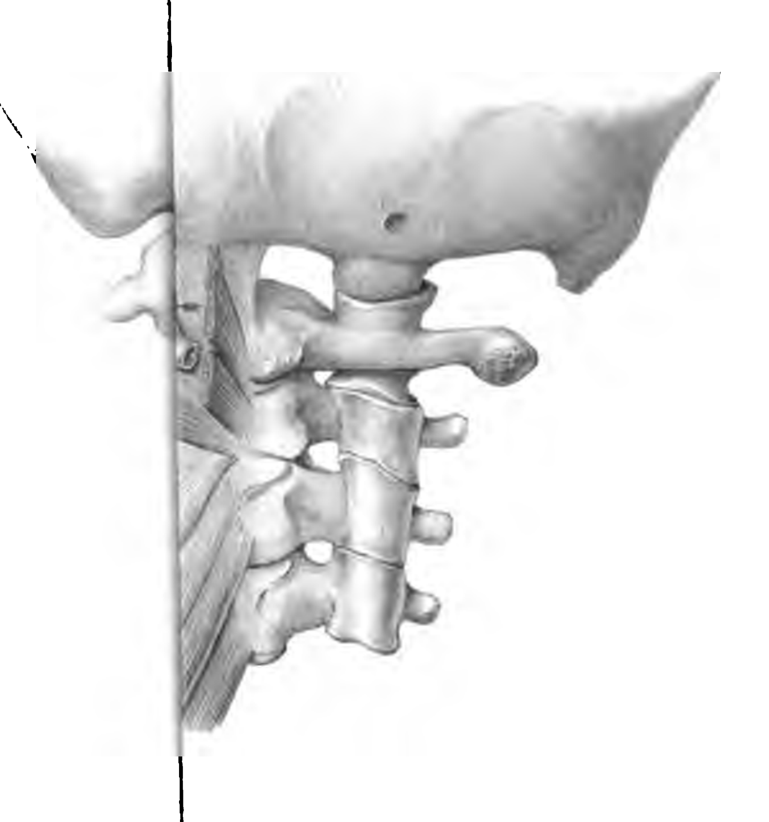
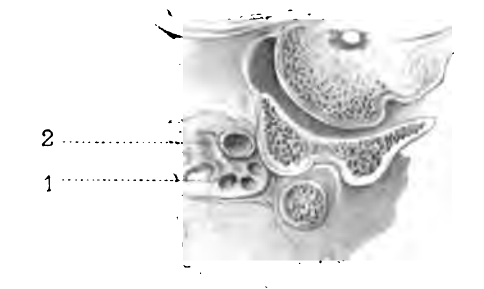
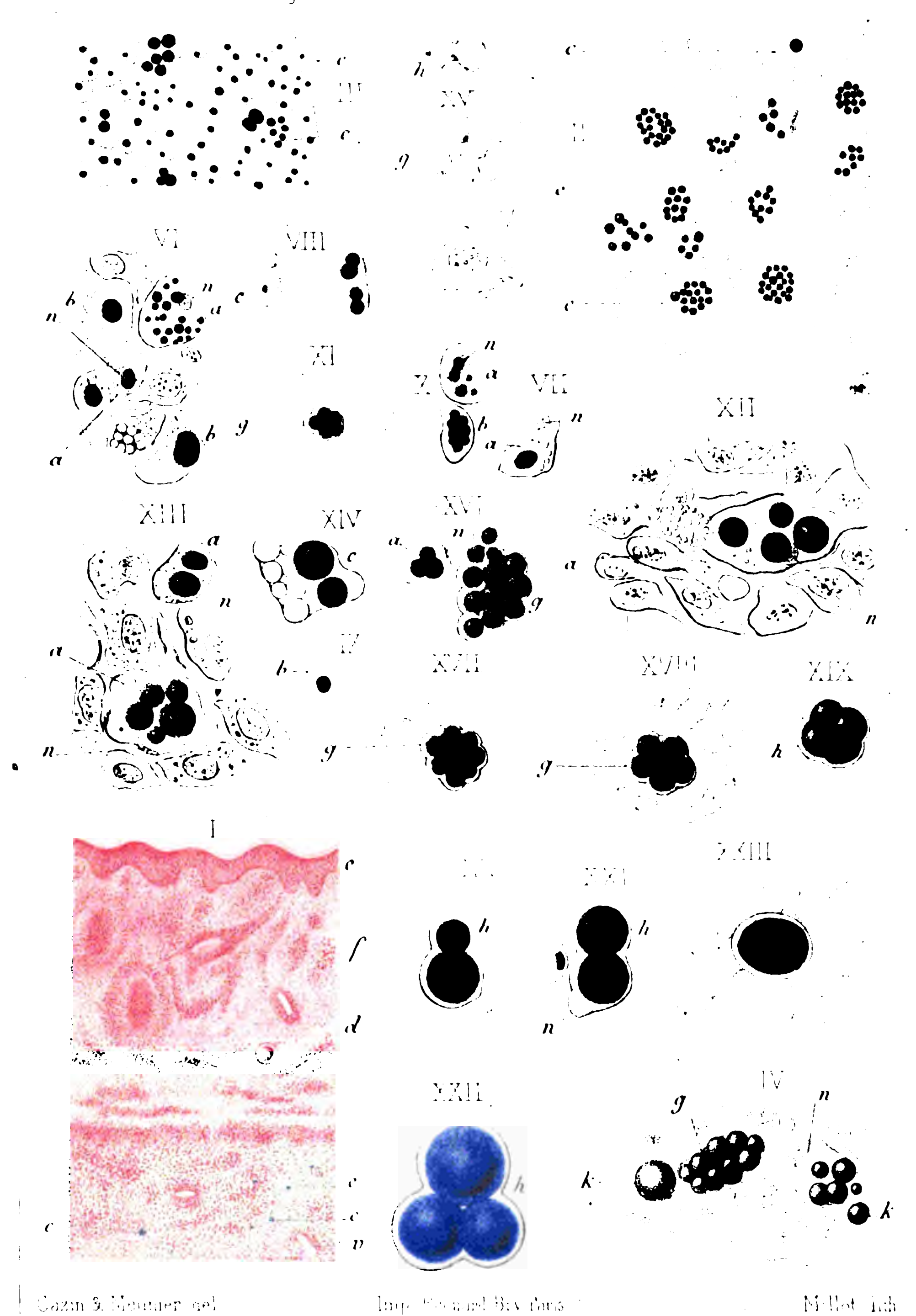


Fig III



Dr Moreau ad nat. del. Millot lith.





Cazin & Meunier del. Imp. Becquet Frères Paris Millot lith.

Dégénérescences cellulaires.

Félix Alcan, Éditeur

